



PDF hosted at the Radboud Repository of the Radboud University Nijmegen

The following full text is a publisher's version.

For additional information about this publication click this link.

<http://hdl.handle.net/2066/179343>

Please be advised that this information was generated on 2018-07-08 and may be subject to change.

OVER GRENZEN VAN SOORTEN

Over grenzen van soorten

Rede uitgesproken bij de aanvaarding van het ambt van hoogleraar Invasiebiologie aan de Faculteit der Natuurwetenschappen, Wiskunde en Informatica van de Radboud Universiteit op donderdag 7 september 2017

door prof. dr. Rob S.E.W. Leuven

Opmaak en productie: Radboud Universiteit, Facilitair Bedrijf, Post & Print
Fotografie omslag: Bert Beelen

ISBN 978-90-827496-0-1

© Prof. dr. Rob S.E.W. Leuven, Nijmegen, 2017

Niets uit deze uitgave mag worden vermenigvuldigd en/of openbaar worden gemaakt middels druk, fotokopie, microfilm, geluidsband of op welke andere wijze dan ook, zonder voorafgaande schriftelijke toestemming van de copyrighthouder.

Geachte rector, beste collega's en studenten, lieve familie en vrienden,

Na de uitnodiging voor deze inaugurele rede ontving ik veel opmerkingen over de naamgeving van mijn leerstoel. 'Hoogleraar Invasiebiologie' riep uiteenlopende associaties op: 'Een waarlijk exotische baan', 'Klinkt eng, nogal militaire biologie!', 'Erg buitenaards' en 'Ik vind het wel gaaf klinken invasieprofessor en hoop dat je goed kunt woekeren aan de Radboud Universiteit'.

Nee, ik ga niet kantoor houden onder kokospalmen op een tropisch eiland, geen kennis ontwikkelen voor biologische oorlogsvoering en ook niet met de nieuwste generatie telescopen speuren naar intelligent buitenaards leven. Ik hoop wel dat mijn gedachtegoed over risico's en beheer van exoten flink gaat woekeren en niet alleen binnen de afdeling Dierecologie en -fysiologie, maar vooral ook voorbij de grenzen van mijn nieuwe afdeling. Dit is nodig en urgent, want de ecologische en maatschappelijke gevolgen van biologische invasies zijn ongekend groot en voor veel risicovolle *aliens* is er nog geen adequate aanpak.

GRENZEN VOOR SOORTEN

De titel van mijn rede refereert aan twee kernbegrippen van de invasiebiologie. Ik definieer deze begrippen omdat veel meningsverschillen over uitheemse soorten samenhangen met dubbelzinnigheid of inconsistent gebruik van de terminologie (Verbrugge *et al.*, 2016; Matthews *et al.*, 2017c).

De definitie van het begrip *soort* veroorzaakt onder biologen nog steeds veel reuring. Een veelgebruikte definitie is dat een soort bestaat uit alle individuen die zich onder natuurlijke omstandigheden onderling voortplanten en daarbij vruchtbare nakomelingen opleveren. Individuele individuen binnen een soort vertonen veel overeenkomsten in vorm maar verschillen ook. Denk hierbij aan variatie in huidkleur of lengte van de mens. Variatie is de drijver van soortvorming, waarbij het milieu selecteert op de best aangepaste individuen (Darwin, 1858, 1959; Wallace, 1858). Inzicht in variatie en evolutionaire aanpassingen van soorten is een belangrijke sleutel voor het voorspellen van hun toekomst.

Een *grens* is de scheidingslijn tussen twee gebieden. Meestal betreft dit bestuurlijke eenheden, zoals landen of gemeentes. Diepe zeeën, grote rivieren en hooggebergten zijn voorbeelden van natuurlijke grenzen die verkeer bemoeilijken. Biogeografische grenzen bepalen of uitwisseling van soorten tussen gebieden mogelijk is. Biologen verzamelen massa's gegevens over wereldwijde verspreiding van planten, dieren en micro-organismen en proberen daarmee onze aarde in te delen in regio's met min of meer 'harde' grenzen voor soorten, zoals de Straat Makassar (Wallace, 1876; Holt *et al.*, 2013). Mijn favoriete Victoriaanse natuurhistoricus Alfred Russel Wallace merkte al ruim honderdvijftig jaar geleden tijdens zijn lange ontdekkingsreis door het Maleise eilandennrijk op dat de soortensamenstelling op eilanden ten oosten en westen van deze zee-

straat sterk verschilt (Wallace, 1869). De vogels en zoogdieren op westelijk gelegen eilanden zijn vooral oriëntaals van oorsprong maar komen op oostelijk gelegen eilanden overeen met soorten van de Australische regio (zoals kaketoës, lori's, paradijsvogels en buideldieren). Recent passeerde ik de magische Wallacelijn en verwonderde ik mij op adembenemende eilanden over de opmerkelijke verschillen in fauna tussen beide regio's.

Drijvende krachten achter 'harde' grenzen voor natuurlijke verspreiding van soorten zijn schuivende aardplaten, klimaatvariatie en gebergtevorming (Ficetola *et al.*, 2017). Dergelijke processen spelen op lange tijdschalen. De mens kan soorten bewust of onbedoeld over 'harde' grenzen transporteren of barrières voor hun verspreiding opheffen. Daarom is bij biogeografische analyses onderscheid nodig tussen het natuurlijke areaal en delen van het verspreidingsgebied waar een soort niet van nature voorkomt, hetzij als exoot.

Een exoot is een uitheemse soort die opzettelijk of per ongeluk door de mens is ingevoerd in een gebied voorbij de grenzen van zijn natuurlijke areaal (Europese Commissie, 2014). Dit kan ook gebeuren door het opheffen van barrières, zoals het verbinden van rivieren door kanalen. Dwaalgasten en klimaatvolgers vallen niet onder de definitie van een exoot omdat zij zich verspreiden zonder directe hulp van de mens. De definitie van de Europese Commissie (2014) maakt geen onderscheid tussen recente nieuwkomers en 'ingeburgerde' exoten die al een bepaalde tijd aanwezig zijn en gevestigde populaties hebben in hun nieuwe verspreidingsgebied. Het Nederlands soortenregister beschouwt soorten die voor 1500 zijn geïntroduceerd niet als exoot (Naturalis Biodiversity Center, 2017). Dit geldt bijvoorbeeld voor soorten die door de Romeinen zijn binnengebracht.

Het ontbreken van een tijdsgrens in de definitie van de Europese Commissie doet de gemoederen soms hoog oplopen tijdens discussies over risico's of aanpak van soorten die al lang aanwezig zijn. Daarbij schuwen sommige belangenbehartigers niet om termen te gebruiken zoals vreemdelingenhaat, bionationalisten en ecofascisten. Uitsluiting van 'ingeburgerde' soorten bij de ontrafeling van invasieprocessen en risicobeoordeling is onverstandig omdat kennis over deze exoten ook bijdraagt aan betere voorspellingen van biologische invasies. Bij ingeburgerde exoten kan in het verleden sprake zijn geweest van ongewenste milieugevolgen. Deze soorten kunnen in de toekomst ook nog invasief worden, bijvoorbeeld door veranderingen van milieuomstandigheden. Lange termijn veranderingen van biodiversiteit en ecosystemen worden vaak over het hoofd gezien omdat de perceptie van verandering vermindert wanneer iedere generatie opnieuw definieert wat natuurlijk is. Visserijbioloog Daniel Pauly noemt dit het syndroom van verschuivende referentiebeelden (Pauly, 1995).

In het soortenregister krijgen alle exoten een paspoort. Daarin staat belangrijke informatie over hun herkomst, aankomst, status, verspreiding, verblijf en 'goed' of 'fout' gedrag. De Europese binnengrenzen zijn grotendeels opgeheven voor handel, ver-

voer en daarmee ook voor transport van soorten. Bovendien vormen landgrenzen meestal geen barrière voor hun natuurlijke verspreiding. Daarom beslist vooral 'Brussel' over de wettelijke verblijfstatus van exoten in de Europese Unie en hiervoor gelden strenge criteria en procedures (Europese Commissie, 2014, 2016, 2017; De Hoop & Leuven, 2017; De Hoop *et al.*, 2017).

De term *invasief* duidt 'fout' gedrag in het rijk van planten en dieren, naar maatstaven van mensen. Invasief betekent dat soorten snel verspreiden en grote ongewenste ecologische of maatschappelijke effecten hebben, zoals exotische waterplanten die waterlopen, duikers en gemalen verstoppert, waardoor onze veiligheid en landbouw in gevaar komen. De term is overigens niet exclusief gekoppeld aan exoten en wordt ook gebruikt voor inheemse soorten die woekeren in nieuwe gebieden binnen hun natuurlijke areaal (Verbrugge *et al.*, 2016).

GEPASSIONEERD DOOR SOORTEN VOORBIJ GRENZEN

Mijn passie voor exoten is op jonge leeftijd ontstaan. Bij thuiskomst na een oogoperatie werd mijn ziekenhuisleed door mijn ouders verzacht met twee grasparkieten. Een parkiet was groen, de ander blauw. De groene parkiet had een blauw neusdopje en bij de blauwe was dit lichtbeige. In de bibliotheek kwam ik op het spoor van geslachtskenmerken. Ik greep mijn kans en knutselde een nestkast. De kooi was al snel te klein en een volière werd nodig. Dit was pas het begin!

Ik raakte bekend met de mendeliaanse overerving van kleur en boekte snel profijt dankzij kenmerken van soorten die voorbij hun natuurlijke grenzen problemen veroorzaken, zoals jong geslachtsrijp, korte generatietijd, hoge reproductie, lange levensverwachting, geringe voedselspecialisatie en brede milieutolerantie. Invasieve exoten kun je daarom gemakkelijk houden en vermeerderen. Door (ruil)handel verkreeg ik 'vers bloed' en al snel werden meer volières gebouwd. De grasparkiet (*Melopsittacus undulatus*) komt oorspronkelijk uit Australië en is een typisch voorbeeld van een exoot die wereldwijd als gezelschapsdier is geïntroduceerd. De soort is in Europa, Japan en Noord Amerika ontsnapt en veroorzaakt in enkele gebieden overlast (Wenner & Hirth, 1984; Butler, 2005).

Dankzij inspirerende docenten op de middelbare school groeide mijn belangstelling voor biologie. Ik zag de teloorgang van natuur en landschap in de oostelijke mijnstreek door delving van steen- en bruinkool. Een universitaire opleiding milieubiologie lag voor de hand. De passie voor exoten heb ik gedurende mijn gehele loopbaan behouden.

Via Gerard van der Velde raakte ik betrokken bij de organisatie van internationale congressen over aquatische invasieve soorten (ICAIS) in Nijmegen (Van der Velde *et al.*, 2009a; Leuven *et al.*, 2017b). Mijn openingslezing over de Rijn als mondiale snelweg voor exoten tijdens het congres in Nijmegen (2007) had onverwacht veel internationale spin-off (Leuven *et al.*, 2009). In die periode nam ik het besluit om mijn onder-

zoek volledig te richten op biologische invasies en sloot ik een pact met Nijmeegse dierecologen.

GRENZELOOS TRANSPORT VAN SOORTEN

De verspreiding van exoten door de moderne mens (*Homo sapiens*) begon waarschijnlijk 200.000-150.000 jaar geleden toen onze verre voorouders vanuit oostelijk Afrika de aarde gingen veroveren op zoek naar nieuwe leefgebieden (Harari, 2016; DeMenocal & Stringer, 2016). Circa 120.000-90.000 jaar geleden werd het Tweestromenland van de Eufraat en Tigrus in Mesopotamië bereikt. Zeker 80.000 jaar geleden vestigde de mens zich in Zuid China (Liu *et al.*, 2015) en 73.000-63.000 jaar geleden op Sumatra (Westaway *et al.*, 2017). Europa en Australië waren pas 45.000 jaar geleden aan de beurt en het betreden van Amerika liet nog even op zich wachten (14.000 jaar geleden). De komst van de mens in deze gebieden ging gepaard met het uitsterven van talrijke soorten.

In de klassieke oudheid was de zijderoute van China via Mesopotamië naar Europa niet alleen een belangrijke corridor voor handel, maar ook voor bewuste en onbedoelde verspreiding van exoten. De gevolgen daarvan zijn nu nog overal in Eurazië zichtbaar, zowel in positieve als negatieve zin. Zo voert de historische ecologie van een appel uit de Betuwe ons terug naar proviand van handelaren en kamelendrijvers op de zijderoute (Pollen, 2003). Maar ook pestuitbraak in Europa is onlosmakelijk verbonden met deze handelsroute (Yue *et al.*, 2016). Het herkomstgebied van de pestbacterie *Yersinia pestis* ligt in China en Rusland. De pest tijdens de Zwarte dood (AD1347-1351) was de grootste epidemie in de geschiedenis van de mens. Door overdracht van de pestbacterie op de mens via vlooiën van de zwarte rat (*Rattus rattus*) reduceerde de Europese bevolking met meer dan 30 procent. Snelle verspreiding van de pestbacterie en zijn vectoren in pre-industrieel Europa was mogelijk door handel en transport via bevaarbare rivieren (Yue *et al.*, 2016).

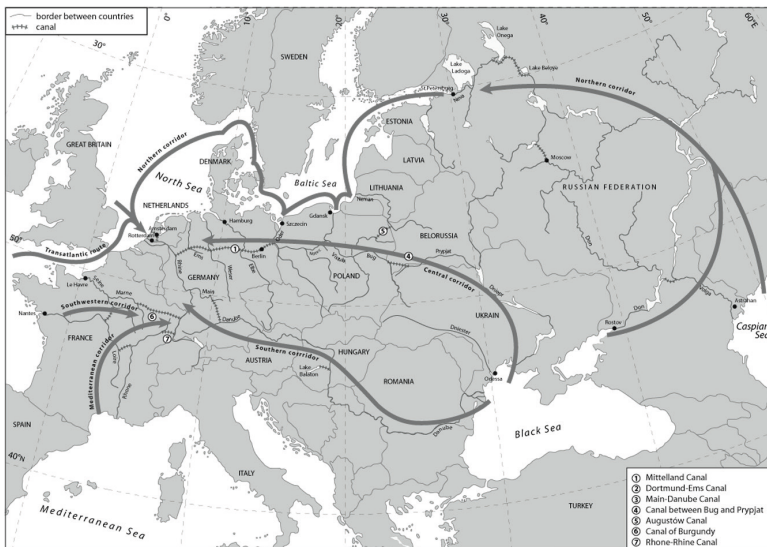
Al lang voor de pestuitbraak namen Romeinen tijdens hun reizen door Eurazië exoten mee als proviand en voor aanplant als voedsel- en siergewassen in hun nederzettingen. Zij introduceerden talrijke gewassen, sierplanten, struiken en bomen in noordwest Europa, inclusief Engeland (Willcox, 1977; Livarda & Orengo, 2015). Vikingen zorgden in het kielzog van hun ontdekkingsreizen voor de eerste trans-Atlantische verspreiding van enkele exoten, zoals de strandgaper (*Mya arenaria*) (Petersen *et al.*, 1992; Wolf 2005; Essink *et al.*, 2017).

Het belang van handel via de oude karavaanroutes nam in de middeleeuwen af door de snelle opkomst van transport over zee. Na de ontdekking van Amerika door Christoffel Columbus in 1492 werden de Oude en Nieuwe Wereld via diverse zeeroutes verbonden voor handel en transport. Daardoor nam de wereldwijde verspreiding van soorten door de mens in rap tempo toe. Dit proces staat te boek als de Columbianaanse uitwisseling. De mens heeft momenteel een ongekend grote invloed op de biodiversiteit en het functioneren van systeem aarde. Daarom wordt het huidige tijdperk ook aange-

duid als Antropoceen (Crutzen, 2002) of Homogenocean (Mann, 2011). Niet alleen winkels, hotels en restaurants, maar ook de biodiversiteit op aarde gaat steeds meer gelijkenis vertonen.

Netwerken en verbinden zijn toverwoorden voor economische groei. De globalisering van handel, vervoer en toerisme resulteren in ontelbare verbindingswegen en transportmiddelen met *gateways*, *hubs* en continentale *corridors* voor exoten. Zo is in Europa een uitgebreid netwerk van waterwegen gerealiseerd door het graven van kanalen tussen rivieren (Bij de Vaate *et al.*, 2002; Leuven *et al.*, 2009; Panov *et al.*, 2009). Kanalen door landbruggen tussen continenten verbinden zeeën, verkorten de vaartijd en vergroten daardoor de overlevingskans van soorten tijdens transport over oceanen. Het Suezkanaal (1869) maakt 'grenzeloos' transport van mariene soorten mogelijk tussen de Rode Zee en de Middellandse Zee (Galil, 2008). Het Panamakanaal (1914) is debet aan de snelle uitwisseling van soorten tussen de Grote Oceaan en de Caraïbische zee of Atlantische Oceaan (Muirhead *et al.*, 2015). De oppervlakte van ongerepte natuurgebieden op tenminste tien kilometer afstand van een (vaar)weg of spoorlijn neemt snel af.

De totale oppervlakte van stroomgebieden die met de Rijn zijn verbonden via kanalen is ruim twintig keer groter dan driehonderd jaar geleden (Leuven *et al.*, 2009). De Rhônedelta in Frankrijk en Wolga in Rusland zijn nu per vrachtschip vanuit Rotterdam of motorjacht vanuit Sneek bereikbaar. Soorten kunnen via zes verschillende hoofdcorridors met schepen meeliften door dit netwerk van vaarwegen (Figuur 1).



Figuur 1. Belangrijke invasiecorridors voor transport van exoten naar de stroomgebieden van Rijn en Maas. Uit: Leuven *et al.* (2009).

Het aantal exoten in de Rijn neemt exponentieel toe en is significant gecorreleerd met de totale oppervlakte van aangekoppelde stroomgebieden (Leuven *et al.*, 2009). Na verbetering van de rivierwaterkwaliteit en opening van het Main-Donaukanaal in 1992 is het exotentransport vanuit het zuiden en oosten van Europa en Ponto-Kaspische gebied naar West-Europese rivieren sterk gestegen (Leuven *et al.*, 2009; Hanafiah *et al.*, 2013). Talrijke soorten zijn via schepen, waterstroming of op eigen kracht terechtgekomen in de Rijn, zoals de reuzenvlokreeft *Dikerogammarus villosus* (Leuven *et al.*, 2009). Andere exoten zijn, al dan niet via omwegen, met ballastwater van zeeschepen meegelift vanuit Azië, Amerika of Australië en geloosd in de benedenstroomse delen van Rijn en Maas, zoals de Aziatische korfmossel (*Corbicula fluminea*), en via rivierschepen in bovenstroomse gebieden en andere rivieren terechtgekomen. Weer andere soorten zijn min of meer gelijktijdig via het Main-Donaukanaal en benedenstroomse gebieden geïntroduceerd en hebben zich vervolgens wijd verspreid, zoals de zwartbekgrondel (*Neogobius melanostomus*) en quaggamossel (*Dreissena rostriformis bugensis*).

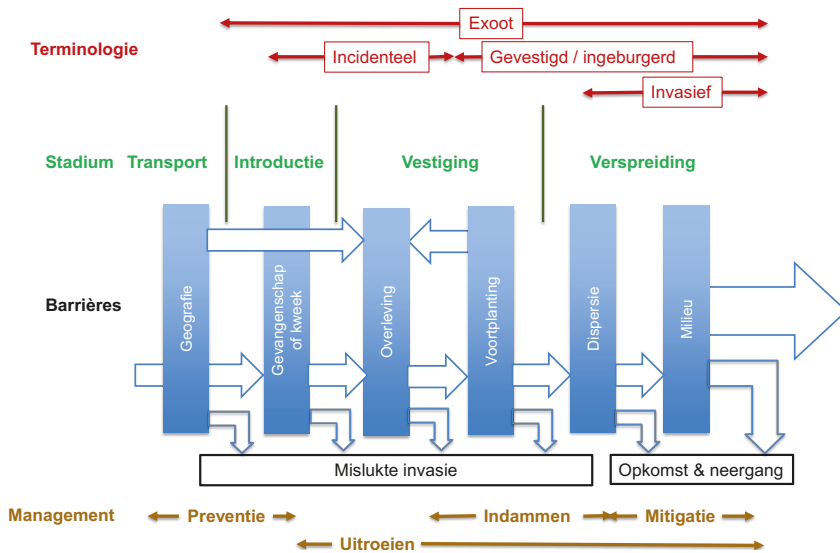
Het gemiddelde aantal nieuw gevestigde exoten per jaar in de Rijn is nu zes keer hoger dan vóór de opening van dit kanaal en honderd keer hoger dan in het begin van de negentiende eeuw (Leuven *et al.*, 2009). Als een exoot ergens is geïntroduceerd in een rivier kan deze soort zich zeer snel via het netwerk van waterwegen over geheel Europa verspreiden, bijvoorbeeld de quaggamossel (Matthews *et al.*, 2014).

De uitwisseling van soorten is ongekend groot, zoals Van Kleunen en collega's tonen in een diagram voor de mondiale remix van meer dan 13.000 plantensoorten (Van Kleunen *et al.*, 2015). Transport van aquatische soorten tussen continenten of naar eilanden gebeurt door meeliften met ballastwater of vasthechten aan rompen van zeegaande schepen (Carlton & Geller, 1993). Soorten liften ook mee met lading van schepen, vliegtuigen, treinen en vrachtauto's, in koffers en onder schoeisel van reizigers of met pleziervaartuigen tijdens transport over land (Matthews *et al.*, 2014, 2017a,b; Collas *et al.*, 2017c). Exoten worden bewust ingevoerd voor bijvoorbeeld aquariumhandel of (sport)visserij, als sierplanten en regelmatig is sprake van illegale import.

OPHEFFEN VAN GRENZEN VOOR SOORTEN

De Britse dierecoloog Charles Elton erkende al zestig jaar geleden dat het opheffen van natuurlijke grenzen door globalisering zou leiden tot onbegrensde uitwisseling van soorten tussen continenten, met als gevolg forse toenames van biologische invasies (Elton, 1958). Hij was zijn tijd vooruit met de waarschuwing: 'We mogen geen fout maken: we zien een van de grote historische stuip trekkingen in de mondiale fauna en flora'. Elton definieerde een *biologische invasie* als de verspreiding en massale vestiging van een soort in een gebied, waar deze voorheen niet voorkwam, met ingrijpende milieugevolgen, zoals verdringing of uitsterven van inheemse soorten en destabilisatie van ecosystemen.

Elton wordt vaak genoemd als de grondlegger van de *invasiebiologie* (Richardson & Pyšek, 2008). Dit is de studie van het transport van soorten over de wereld door de mens en hun introductie, vestiging, verdere verspreiding en milieugevolgen (Davis, 2009). De beoefening van dit vakgebied neemt sinds het begin van de jaren tachtig een vlucht (Ricciardi & MacIsaac, 2008; García-Berthou, 2010). Pas sinds kort begrijpen wij voor enkele goed bestudeerde soorten hoe zij wereldwijd zijn verspreid en welke milieueffecten daardoor optreden. Iedere exoot heeft zijn eigen geschiedenis. Dit is uitdagend voor invasiebiologen, maar drijft theorievormers, beleidsmakers en wetgevers soms tot wanhoop. Toch vertonen biologische invasies ook generieke patronen. Onttrafeling van onderliggende processen biedt aangrijpingspunten voor theorievorming, risicobeoordeling en beheer van exoten.



Figuur 2. Theoretisch kader voor integratie van terminologie, stadia, barrières en beheer van biologische invasies (naar Blackburn *et al.*, 2011).

Het theoretisch schema van Tim Blackburn en collega's integreert termen, fasen, barrières en beheersmaatregelen (Figuur 2). Zij onderscheiden vier invasiestadia (transport, introductie, vestiging en verspreiding), waarbij een soort verschillende typen barrières moet overwinnen om in een volgend stadium te komen. De terminologie voor soorten en beheersmaatregelen is gerelateerd aan de invasiestadia en pijlen beschrijven of barrières al dan niet worden overwonnen. Evolutionaire aanpassingen van exoten aan specifieke milieuomstandigheden, interacties met inheemse soorten (zoals

competitie en predatie) en omgeving (hulpbronnen en tolerantie) bepalen uiteindelijk of zij vroeg of laat invasief worden en dan significante ecologische effecten optreden.

Populaties van invasieve exoten vertonen kort na hun vestiging vaak een snelle expansie en storten dan vroeg of laat weer in door infectieziekten, parasieten, concurrentie, veranderingen in voedselbeschikbaarheid of afname van reproductiecapaciteit (Lester & Gruber, 2016). Het fenomeen van 'opkomst en neergang' van invasieve exoten betekent overigens niet dat dit milieuprobleem vanzelf oplost. Afwachten is geen optie omdat vaak gedurende lange perioden ongewenste effecten optreden, zoals bij Amerikaanse bospest (*Prunus serotina*; Schilthuizen *et al.*, 2016). Zelfs bij een zeer korte tijdspanne kunnen ernstige milieurisico's aan de orde zijn, zoals verspreiding van gevaarlijke infectieziekten door exotische muggen.

Invasieve soorten worden vaak verdrongen door exoten met nog sterkere concurrentiekracht. Een voorbeeld is de verdringing van de inheemse vlokreeft (*Gammarus pulex*) in grote rivieren door de Amerikaanse tijgervlokreeft (*Gammarus tigrinus*). Deze exoot is vervolgens weer verdrongen door de reuzenvlokreeft (Leuven *et al.*, 2009). De driehoeksmossel (*Dreissena polymorpha*) ging in de grote rivieren op zijn retour na vestiging van de Kaspische slijkgarnaal (*Chelicorophium curvispinum*; Van der Velde *et al.*, 1991) en recent door dominantie van de quaggamossel (Matthews *et al.*, 2014).

SOORTEN VOORBIJ GRENZEN VERRASSEN

Dankzij de vooruitziende blik van Gerard van der Velde en noeste arbeid van zijn promovendi en studenten beschikken wij over goed gedocumenteerde invasiepatronen van soorten die voor en na de opening van het Main-Donaukanaal onze rivieren koloniseerden (Van den Brink, 1991,1994; Platvoet, 2007; Van Riel, 2007; Leuven *et al.*, 2009; Paalvast, 2014; Van Kessel *et al.*, 2016; Matthews, 2017; Van der Gaag *et al.*, 2017). De verzamelde data en ontwikkelde kennis bieden een uitstekend referentiekader voor ons huidige werk. Opmerkelijke overeenkomsten van veel nieuwkomers zijn hun snelle verspreiding en dominante invloed op de inheemse biodiversiteit en het functioneren van riviersystemen.

Tot midden jaren negentig was de heersende opvatting dat vlokreeften vooral dood organisch materiaal consumeren. Na vestiging van de reuzenvlokreeft in onze rivieren bleek al snel dat deze exoot sterk predeerde op inheemse ongewervelden en visbroed. Het publiceren verliep aanvankelijk moeizaam vanwege ongeloof bij reviewers. Hiervoor was een paradigmaverandering nodig bij dierecologen. Tijden veranderen en de reuzenvlokreeft wordt nu in de Engelstalige literatuur zelfs 'Killershrimp' genoemd en intragile predatie is een belangrijk concept van de invasiebiologie.

Mannelijke reuzenvlokreeften zijn groter en eten meer prooidieren dan vrouwtjes. Hun vraatzucht is temperatuurafhankelijk (Van der Velde *et al.*, 2009b). Klimaatverandering en lozingen van koelwater spelen deze soort in de kaart. De maximale en gemiddelde temperatuur van de Rijn is de afgelopen 100 jaar met circa vijf graden toegenomen.

men, waarvan twee derde deel door warmtelozingen en de rest door klimaatverandering (Leuven *et al.*, 2011). De reuzenvlokreeft blijkt ook beter bestand tegen waterverplaatsingen en veranderingen in stroomsnelheid door scheepvaart. Inheemse vlokreeften eten minder, groeien langzamer en vertonen een hogere mortaliteit bij hoge waterdynamiek, terwijl de reuzenvlokreeft daarvan geen nadeel ondervindt (Gabel *et al.*, 2011) en profiteert van meer zuurstof door waterbeweging (Verberk *et al.*, 2017).

Bij de achteruitgang van inheemse soorten speelt ook concurrentie om schuilplekken. De reuzenvlokreeft wint de strijd. Verjaagde individuen zijn in het water gemakkelijke prooi voor roofvissen (De Gelder *et al.*, 2016) en blootgesteld aan hogere waterdynamiek waardoor meer sterfte optreedt (Gabel *et al.*, 2011). Vergelijkbare mechanismen zijn waargenomen bij verdringing van inheemse bodemvissen door invasieve zwartbekgrondels (Van Kessel *et al.*, 2011). De rivierdonderpad (*Cottus perifretum*) verdwijnt na kolonisatie van zijn leefgebied door de zwartbekgrondel (Van Kessel *et al.*, 2016).

Door verschuiving in dominantie van ecosystemen verandert de overdracht van chemische stoffen in voedselketens. Relatief veel invasieve exoten zijn waterfilteraars en leven in of op de bodem, waardoor een sterkere koppeling van bodem en waterlaag optreedt en ophoping van verontreinigingen in het bodemcompartiment kan optreden (Le Thi Tu *et al.*, 2011; Verhofstad *et al.*, 2013; Matthews *et al.*, 2015; Van Tussenbroek *et al.*, 2016).

In de zomer van 2017 was de Japanse duizendknoop (*Fallopia japonica*) volop in het nieuws. Deze exoot is in de eerste helft van de 19^e eeuw door Philipp von Siebold ingevoerd. De verspreiding neemt sinds midden vorige eeuw snel toe door grootschaliger grondverzet en machinaal maaibeheer van bermen en onderhoud van watergangen. De plant veroorzaakt schade aan bestratingen, dijken en funderingen en verdringt inheemse soorten door haardichte en hoge begroeiing. De Japanse duizendknoop overwoekert steeds meer uiterwaarden van beken en rivieren in Europa. In beken met dichtbegroeide oevers is de dichtheid van de beekforel (*Salmo trutta fario*) significant lager dan in referentiegebieden (Seeney, 2016). Recent modelonderzoek van Myke van Oorschot en collega's toont dat duizendknopen verhoging van waterstanden in de zomer en herfst kunnen veroorzaken en jonge wilgen en populieren wegconcurreren (Van Oorschot *et al.*, 2017). Het samenspel van specifieke soortkenmerken, hydromorfologische dynamiek en introductiedruk bepaalt de snelheid en omvang van effecten op de waterstanden en vegetatie.

Dit voorjaar bezocht ik collega Rick Shine van de Universiteit van Sydney. Hij verricht al ruim veertig jaar onderzoek aan reptielen en amfibieën in Australië. Circa twintig jaar geleden trok de oorspronkelijk uit Zuid-Amerika afkomstige suikerrietpad (*Rhinella marina*) zijn studiegebieden binnen. Dit was een *once in a life time* kans voor Rick om met zijn team de invasiebiologie van deze zeer giftige reus te ontrafelen. Deze exoot is ruim tachtig jaar geleden zonder zorgvuldige risicobeoordeling vanuit Hawaï in

Queensland ingevoerd voor bestrijding van kevers in suikerrietplantages. Dit was een historische vergissing evenals de introductie van talrijke andere exoten in Australië, zoals het konijn en de vos.

De kevers leven hoog in het suikerriet en de pad kan niet in stengels klimmen. Overall waar deze invasieve soort arriveert, gaan populaties van inheemse slangen, krokodillen, buidelmarters en talrijke andere dieren sterk achteruit door vergiftiging of voedselconcurrentie. Maar er zijn ook uitzonderingen. Terwijl middelgrote predatoren en aaseters dood gaan, overleven kleine buideldmuizen die padden eten (Webb *et al.*, 2008). Zoutwaterkrokodillen zijn bestand tegen gif van de pad, maar zoetwaterkrokodillen zijn er juist zeer gevoelig voor (Smith & Phillips, 2006).

In en achter het invasiefront is sprake van een ware evolutiegolf. Door variatie in gevoeligheid voor gif, kopgrootte en eetgedrag van slangen en hoge selectiedruk door gif in de prooidieren, neemt hun gemiddelde lichaamsgrootte toe en relatieve kaakgrootte af en veranderen hun voedingsgedrag en resistentie tegen gif waardoor populaties levensvatbaar blijven (Phillips *et al.*, 2004; Phillips & Shine, 2004).

Door sterke selectiedruk van milieufactoren ondergaat de invasieve pad zelf ook snelle morfologische en fysiologische adaptaties, zoals langere poten, andere voortbewegingswijze, grotere gifklieren met meer gif en droogteresistente huid (Phillips & Shine, 2005, 2006; Phillips *et al.*, 2006). Dergelijke adaptaties *finetunen* zijn evolutie in de richting van snellere en rechtlijnige verplaatsing, waardoor het invasiefront steeds sneller oprukt (Phillips *et al.*, 2006; Shine *et al.*, 2011).

Biologische invasies bieden dus uitgelezen kansen voor kennisontwikkeling over snelle adaptaties van soorten door een andere milieuselectie in geïntroduceerde gebieden dan in natuurlijk areaal. Dit is wetenschappelijk uitdagend en relevant, maar levert ook verrassende inzichten voor innovatief beheer van invasieve soorten.

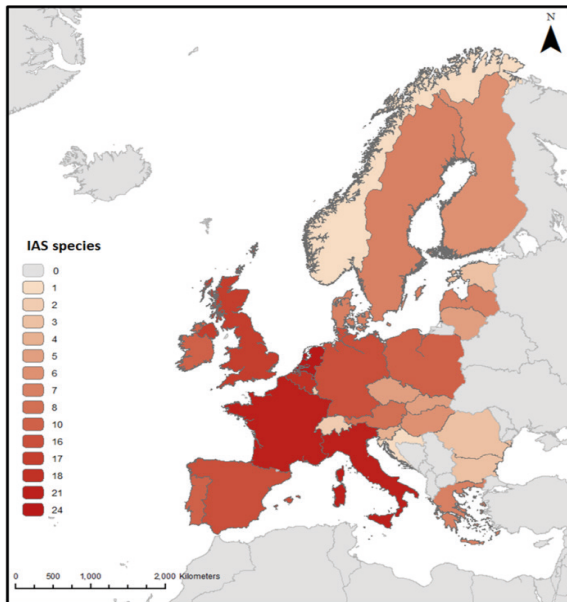
GRENZELOZE TOENAME VAN EXOTEN

Invasiebiologen ontwikkelen voor diverse ruimtelijke schaalniveaus databanken over het tijdstip waarop soorten zich voorbij hun natuurlijke biogeografische grenzen vestigen. Een groot onderzoeksteam onder leiding van de Oostenrijker Frans Essl stelde een mondiale databank samen met eerste meldingen van circa 17.000 soorten met vestiging van populaties buiten hun natuurlijke verspreidingsgebied (Seebens *et al.*, 2017). Hun vroegste meldingen dateren van ruim tweehonderd jaar geleden maar bijna veertig procent van de exoten stamt uit de laatste veertig jaar. Ondanks tijdige waarschuwingen voor ernstige gevolgen van biologische invasies door Elton (1958), en veel andere biologen, neemt de wereldwijde verspreiding van soorten nog steeds sterk toe door vooral toenemende globalisering van handel (Seebens *et al.*, 2017). Van verzadiging lijkt voorsnog geen sprake (Butchart *et al.*, 2010). Preventieve maatregelen in het kader van internationale verdragen en wetten werken blijkbaar nog onvoldoende.

Vergelijkbare analyses zijn uitgevoerd voor de verspreiding van exoten in Europese rivierstroomgebieden (Leuven *et al.*, 2009). Het bouwen van een consistente en betrouwbare databank is monnikenwerk. De analyses van beschikbare data leveren echter veel inzicht in herkomst, introductieroutes en verspreidingspatronen van exoten.

In Europa zijn momenteel meer dan 12.000 exoten gevestigd (Europese Commissie, 2014). De teller voor geregistreerde exoten in Nederland staat bijna op 2400 soorten (Naturalis Biodiversity Center, 2017). Deze cijfers zijn een onderschatting omdat voor diverse soortgroepen onvoldoende informatie beschikbaar is. Voor moeilijk waarneembare soorten is bijvoorbeeld onbekend of zij oorspronkelijk wel of niet aanwezig waren.

Nederland is Europees kampioen invasieve exoten. Bij voetbal lukt dit momenteel alleen met 'leeuwinnen'. Ons land herbergt het hoogste aantal exoten van de lijst met invasieve soorten van EU belang (Figuur 3). Het totaal aantal exoten in ons land is sinds 1970 meer dan verdubbeld (Matthews, 2017). Deze toename ligt boven de gemiddelde toename in andere Europese landen (Figuur 4). Het totaal aantal exoten behoort na correctie voor oppervlakte tot de wereldtop. Dit is de ecologische keerzijde van internationale handel en doorvoer van goederen en grondstoffen naar het Europese achterland.

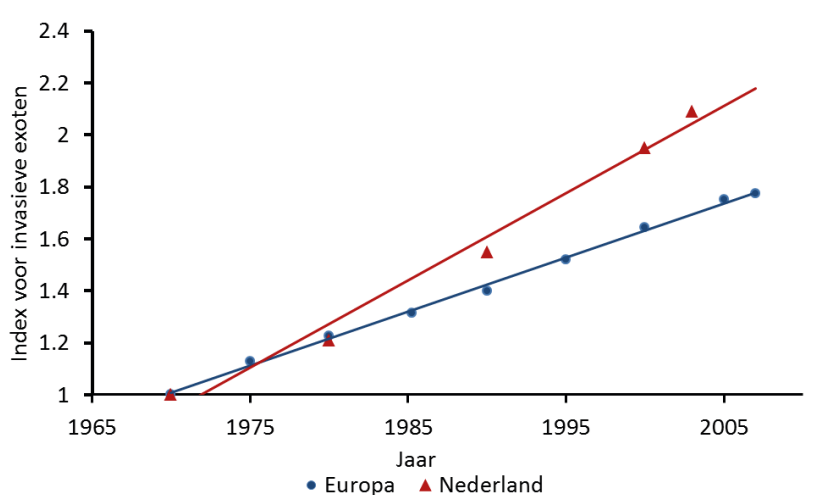


Figuur 3. Aantal gevestigde soorten van de eerste Unielijst met invasieve exoten van EU belang (Lorenzo, 2017).

In een horizonscanning zijn de risico's, introductieroutes en vectoren van 1257 van potentiële nieuwkomers in Nederland beoordeeld (Matthews *et al.*, 2017a). Daarvan scoorden 75 soorten een hoog risico met hoge zekerheid. De belangrijkste introductieroute voor deze soorten is de handel in huisdieren en sierplanten. Door ontsnappingen en verwildering komen ze in de natuur terecht.

GRENZEN STELLEN AAN INVASIEVE EXOTEN

Niet alle exoten zijn invasief. Voor verschillende groepen planten en dieren is berekend dat circa 1 op de 1000 geïmporteerde soorten invasief wordt: 1 op de 10 geïmporteerde soorten komt in het wild terecht (introductie), 1 op de 10 geïntroduceerde exoten kan zich vestigen en een 1 op de 10 gevestigde soorten wordt vroeg of laat invasief. Deze waarneming staat te boek als de 'regel van tien' (Williamson, 1993; Williamson & Fitter, 1996). De orde grootte van deze vuistregel klopt voor verschillende typen ecosystemen en soortgroepen (Ricciardi & Kipp, 2008). Vanwege contextafhankelijkheid van het invasiesucces worden uiteraard ook uitzonderingen op de regel gerapporteerd.



Figuur 4. Relatieve toename van exoten in Nederland in vergelijking met de gemiddelde trend voor Europese landen. Bron: Matthews (2017).

Duidelijk is dat circa 90 procent van de gevestigde exoten niet invasief is. Bij diverse soorten is ook sprake van positief gewaardeerde effecten voor biodiversiteit en ecosystemen. Biologen voeren stevige discussies over het al dan niet beoordelen van soorten op hun herkomst bij het opstellen van plannen en doelstellingen voor natuurbeheer (Davis *et al.*, 2011; Simberloff *et al.*, 2011). Het is evident dat de kans en ernst van ongewenste milieugevolgen moet bepalen of en welke maatregelen noodzakelijk zijn en

daarvoor is een integrale weging van zowel negatieve als positieve effecten nodig. Voor een betrouwbare risicobeoordeling van veel exoten is echter nog onvoldoende kennis beschikbaar en vaak manifesteren zich ongewenste effecten pas lange tijd na introductie (zoals bij de Japanse duizendknoop). Conform het Biodiversiteitsverdrag van de VN moet het voorzorgbeginsel daarom een prominentere rol spelen bij de aanpak van exoten (Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2014).

Invasieve exoten staan op de tweede plaats van oorzaken voor de achteruitgang van bedreigde soorten in de Verenigde Staten (Wilcove *et al.*, 1998). In Europa behoren zij tot de top drie van bedreigingen voor inheemse soorten met een hoge uitsterfkans, na waterhuishoudkundige ingrepen (zoals aanleg van dammen) en lozingen vanuit land- en bosbouw (Genovesi *et al.*, 2017). Relatief veel invasieve soorten zijn verwilde huisdieren.

In Europa wordt 1 op de 5 bedreigde inheemse soorten direct geschaad door één of meerdere exoten (Genovesi *et al.*, 2017). In totaal betreft dit 385 soorten. Hieronder bevinden zich meer diersoorten (65 procent) dan planten (35 procent). Vooral vissoorten (29 procent) en weekdieren (19 procent) zijn in gevaar. Belangrijke mechanismen daarbij zijn competitie (40 procent van alle gevallen), grazen (24 procent) en predatie (21 procent). Overdracht van ziektes (3 procent) en parasieten (<1 procent) scoren laag. De lage percentages voor laatstgenoemde oorzaken weerspiegelen dat nog relatief weinig onderzoek is verricht naar de invloed van ziekten en parasieten op de levensvatbaarheid van populaties van inheemse soorten. Diverse oprukkende ziektes en parasieten bij inheemse soorten zijn echter het gevolg van gastheerwisseling na introductie van exoten (Peeler *et al.*, 2011). Recent onderzoek, waaraan vanuit het NEC-E is meegewerkt door RAVON, toont dat de populatie vuursalamanders in Zuid-Limburg op de rand van uitsterven staat door verspreiding van een nieuwe Aziatische schimmel, *Batrachochytrium salamandrivorans*, die een dodelijke huidinfectie (chytridiomycose) veroorzaakt (Martel *et al.*, 2014; Spitzen-van der Sluijs *et al.*, 2013; 2016). Deze schimmel is ook dodelijk voor andere Europese salamandersoorten en wordt verspreid via de zeer omvangrijke amfibieënhandel. Bij uitblijven van doeltreffende maatregelen worden exotische ziekten een snelle stijger op de Europese ranglijst voor bedreigingen van biodiversiteit.

SCHADE ZONDER GRENZEN

Invasieve soorten veroorzaken schade door bijvoorbeeld graven van gangen in dijken, verstopping van waterlopen, begroeiing van koelwatersystemen of schade aan landbouw. De totale wereldwijde kosten van zijn geschat op € 1,2 biljoen (= 10^{12}) per jaar (Pimentel *et al.*, 2001). Dergelijke schattingen kennen uiteraard grote onzekerheidsmarges. De jaarlijkse kosten van schade en beheer van invasieve exoten in de Verenigde Staten bedragen momenteel tenminste € 100 miljard per jaar (Pimentel *et al.*, 2005). Voor de Europese Unie is dit € 12 miljard jaar (Europese Commissie, 2014). Voor Neder-

land lopen deze schattingen uiteen van € 1,2 tot € 3,0 miljard per jaar (Van der Weijden *et al.*, 2007). Gemiddeld per inwoner is dit €68 tot € 179 per jaar. Deze bedragen zijn drie tot acht keer hoger dan het gemiddelde voor de EU. De introductiedruk en gevoeligheid van Nederland zijn hoog. Een groot deel van ons land ligt beneden de zeespiegel of hoogwaterstanden van rivieren. De muskusrat (*Ondatra zibethicus*) en beverrat (*Myocastor coypus*) graven gangen in dijken en oevers waardoor het risico op dijkdoorbraken en afkalven van oevers toeneemt. Hun bestrijding kost waterschappen 36 miljoen euro per jaar (Unie van Waterschappen, 2017). De extra beheerkosten door invasieve waterplanten die waterlopen, duikers en gemalen verstopen, zoals grote waternavel (*Hydrocotyle ranunculoides*) of waterwaaier (*Cabomba caroliniana*), lopen al op tot circa € 2 miljoen per jaar (Unie van Waterschappen, 2017).

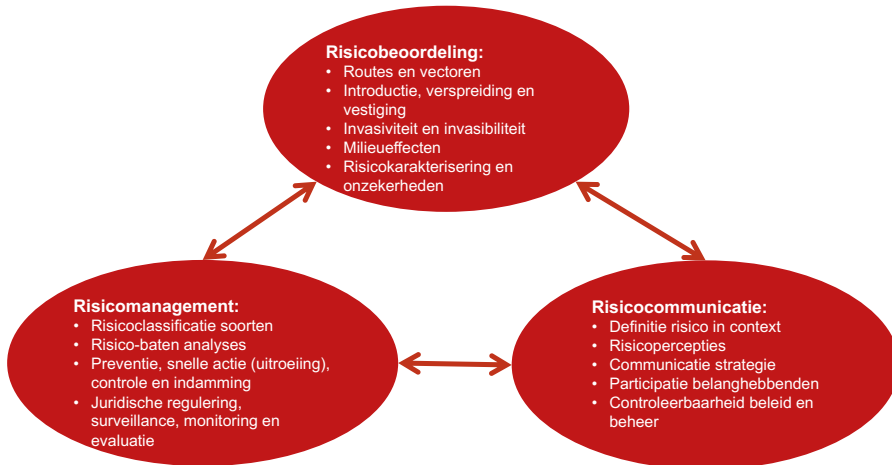
Veel schadeposten van invasieve exoten zijn niet of moeilijk te kwantificeren, zoals effecten op het functioneren of diensten van ecosystemen. Ook cultureel erfgoed wordt aangetast. Exotische paalwormen consumeren bijvoorbeeld niet alleen meerpalen en beschoeiingen (Paalvast, 2014), maar bedreigen ook houten onderwaterschatten in de deltawateren, zoals scheepswrakken uit de Verenigde Oost-Indische Compagnie tijd (Teitsma, 2017).

GRENsverleggend ONDERZOEK

Voormalig rector magnificus Kees Blom stelt in zijn overdrachtsrede *De grens voorbij* dat de boeiendste wetenschappelijke vragen meestal opdoemen langs en voorbij grenzen: grenzen van disciplines, grenzen in ruimte en tijd en grenzen waar ontmoetingen plaatsvinden (Brabers, 2014).

Biologische invasies zijn complexe ecologische processen die zich manifesteren op grote schaalniveaus van ruimte en tijd en worden gedreven door klimaatverandering en menselijke activiteiten. De introductie van exoten neemt naar verwachting nog toe door voortschrijdende globalisering en het vestigingsklimaat voor soorten uit (sub)tropische regio's wordt gunstiger (Matthews *et al.*, 2017a). Dit geldt onder andere voor stekende verstekelingen die zeer risicovol zijn vanwege overdracht van infectieziekten. Steeds vaker duiken exotische steekmuggen op bij importeurs van *Lucky bamboo* of banden voor recycling. Deze zomer is de Aziatische tijgermug voor het eerst in twee woonwijken (Weert en Aalten) gesignaleerd en door de Nederlandse Voedsel- en Warenautoriteit (NVWA) bestreden om risico's voor de volksgezondheid te minimaliseren.

Biologische invasies bieden talrijke mogelijkheden voor grensverleggend onderzoek voorbij discipline-, campus- en landgrenzen. Ik richt mijn onderzoeksprogramma primair op integrale risicoanalyse van biologische invasies (Figuur 5). Dit proces omvat het beoordelen, beheren en communiceren van de risico's in maatschappelijke context. Hierbij staat de gehele milieueffectketen centraal en worden basisoorzaken van introductie, invasiedruk, systeemtoestand, effecten en maatschappelijke respons op systematische wijze geanalyseerd.



Figuur 5. Risicoanalyse van exoten omvat beoordeling, management en communicatie van risico's (Aangepast van schema voor chemische stoffen uit Van Leeuwen & Vermeire 2007).

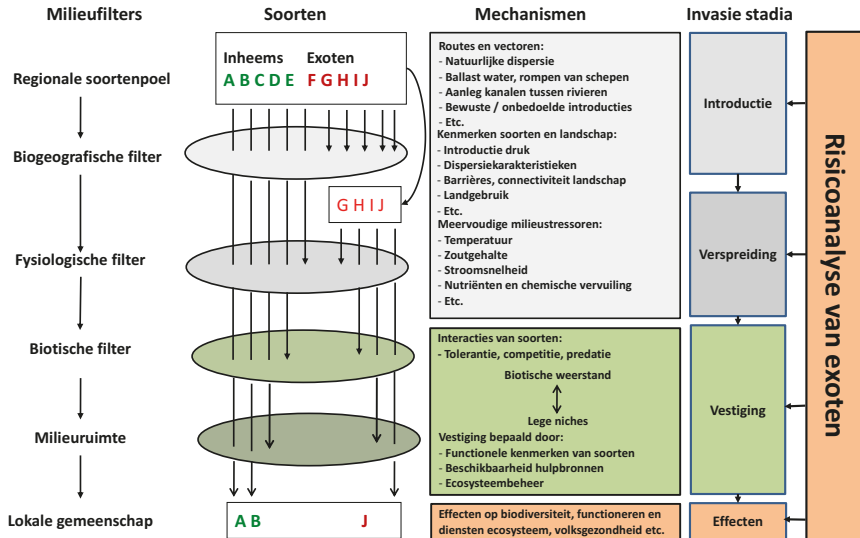
Voor de integratie van lopende en nieuwe onderzoeksactiviteiten gebruik ik het concept 'milieufilters van soorten' in de context van invasiestadia en integrale risicoanalyse van exoten (Figuur 6).

Teveel ambitie en onvoldoende menskracht zijn valkuilen bij het opstellen van een onderzoeksprogramma. In het TV-programma *Zomergasten* stelt Eberhard van der Laan dat transparante prioriteiten en focus sleutelfactoren zijn voor een succesvolle aanpak van complexe vraagstukken (Van der Laan, 2017). Daarbij memoreert hij de lijfspreuk van de Amsterdamse stadsvernieuwer Jan Schaefer (1940-1994): 'Als je tien problemen hebt en je wilt ze allemaal tegelijk oplossen dan heb je er een probleem bij'.

Ik heb dus flink geschrapt in mijn onderzoekprogramma en kom tot drie samenhangende kernthema's: 1) patronen en processen; 2) betrouwbare risicobeoordeling; en 3) innovatief beheer van biologische invasies. Dit onderzoek wordt projectmatig uitgevoerd in samenwerking met mijn postdocs, promovendi en studenten, interne en externe partners.

1. Kennisontwikkeling over patronen en processen van biologische invasies

Betrouwbaar voorspellen, beoordelen en beheren van risico's vereist allereerst valide kennis over patronen en processen van biologische invasies. Dit vergt inzicht in de verspreiding en vestiging van exoten onder veranderende milieumomstandigheden (zoals verdergaande globalisering, milieuherstel en klimaatverandering). Inzicht in evolutionaire aanpassingen aan specifieke milieumomstandigheden en overlevingsstrategieën van soorten biedt perspectief om hun invasiviteit beter te voorspellen en sleutelfactoren te identificeren voor de weerbaarheid van ecosystemen tegen biologische invasies.



Figuur 6. Concept van milieufiltering van soorten in relatie tot verschillende invasiestadia en risicoanalyse van biologische invasies.

De afgelopen jaren is veel inzicht verworven in verschillen in gevoeligheid van exoten en inheemse soorten voor milieufactoren zoals temperatuur, zoutgehalte, droogte, watervervuiling en nutriëntenbelasting (Vermonden *et al.*, 2010; Leuven *et al.*, 2011, 2014; Federenkova *et al.*, 2013; Grutters *et al.*, 2012; Verbrugge *et al.*, 2012a; Collas *et al.*, 2014; Van der Gaag *et al.*, 2016).

Voor analyses van biologische invasies op verschillende tijd- en ruimteschalen zijn 'big' data onontbeerlijk. Hierbij wordt gebruik gemaakt van literatuurgegevens, databases en resultaten van veldonderzoek naar de verspreiding en populatietrends van exoten in relatie tot milieufactoren. Veldwaarnemingen op grote ruimtelijke schaal en over lange tijdperioden is vanwege de benodigde menskracht en zeer hoge kosten niet uitvoerbaar met professionele onderzoekers. De samenwerking tussen de Radboud Universiteit en Natuurplaza organisaties in het Nederlands Expertise Centrum Exoten (NEC-E) biedt uitgelezen kansen om bij dit onderzoek gebruik te maken van gegevens van een groot netwerk vrijwillige soortwaarnemers (*citizen science* of burgerwetenschap).

Correlatie analyses en multivariate analyses van verspreidingspatronen in relatie tot milieufactoren resulteren in hypothesen over oorzaak-effectketens van biologische invasies en de invloed van verschillende milieufilters daarbij (Figuur 6). Toetsing van hypothesen gebeurt op basis van meervoudige bewijzen, zoals experimenteel onderzoek, vergelijkende veldstudies en modelsimulaties (Leuven *et al.*, 2002). Mechanische

kennis en indicatoren voor invasieprocessen zijn nodig bij (model)voorspellingen van verspreiding en effecten van exoten. Hierbij is aandacht voor negatieve en positieve effecten van exoten op biodiversiteit en ecosystemen (functioneren en diensten). Deze onderzoeksstrategie resulteert naar verwachting in een hogere betrouwbaarheid van risicobeoordelingen en een betere onderbouwing van sleutelfactoren voor effectieve beheersmaatregelen van exoten.

In samenwerking met NVWA wordt een nieuw promotieproject gestart voor de ontwikkeling en analyse van een database voor exoten die relevant zijn voor de Nederlandse situatie. Daarin wordt alle wetenschappelijk gevalideerde informatie over relevante kenmerken voor invasiviteit, verspreidingsroutes, vectoren, milieueffecten en beheer geïntegreerd. In diverse projecten zijn al veel data verzameld, zodat wij niet op nul beginnen. Slim ontwerp van de database en goed doordachte indicatoren moeten inzicht verschaffen in de beschikbare informatie over de vestigingskans, milieurisico's en mogelijkheden voor kosteneffectief beheer van deze exoten. De beschikbare data worden ook benut voor ontwerp en validatie van voorspellingsmodellen voor verspreiding en vestiging van exoten onder veranderende milieumomstandigheden. De database maakt tevens relevante hiaten in benodigde kennis voor modellering zichtbaar waardoor programmering van onderzoek beter wordt onderbouwd.

2. *Betrouwbare risicobeoordeling van exoten*

Preventie van introductie, vroegtijdige signalering en snelle acties zijn belangrijke maatregelen om de toename van invasieve soorten een halt toe te roepen. Gedetailleerde risicobeoordeling van alle aanwezige exoten en nieuwkomers is echter zeer tijdrovend en kostbaar (Genovesi *et al.*, 2010). Daarom zijn methoden nodig voor snelle beoordeling en betrouwbare selectie van potentieel invasieve soorten die in aanmerking komen voor een uitgebreider vervolgtraject (Caffrey *et al.*, 2014, 2015). Een heldere, betrouwbare en kwantitatief onderbouwde prioriteitenstelling op basis van ecologische en maatschappelijke risico's van exoten 1) helpt bij de probleemerkenning, 2) bevordert draagvlak voor exotenbeheer, en 3) verhoogt de efficiëntie en effectiviteit van ingezette overheidsmiddelen (Virtue *et al.*, 1999; Ryan, 2006).

Samen met NEC-E partners worden methoden ontwikkeld voor gebiedsgerichte horizonsscanning van potentiële nieuwkomers, protocollen voor vroegtijdige signalering, (snelle) risicobeoordeling en aanpak van potentieel invasieve exoten (Stoffels *et al.*, 2011; Verbrugge *et al.*, 2012b, 2014; Collas *et al.*, 2017a; Matthews *et al.*, 2017a,b,c). Dit vereist betrouwbare indicatoren voor de risicobeoordeling van verschillende invasiestadia en schakels van de milieuprobleemketen (Arbačiauskas *et al.*, 2008; Panov *et al.*, 2009; McNeil *et al.*, 2010). Daarbij moet duidelijk zijn wanneer er sprake is van 'significante' effecten op verschillende ruimtelijke en temporele schalen.

De wetenschappelijke uitdaging is om, in korte tijd met beperkte financiële middelen en relatief weinig informatie, ecologische en maatschappelijke risico's van grote

aantallen soorten te voorspellen met acceptabele zekerheid. Dit is niet gemakkelijk. Methodieken op basis van *best gut feeling* van deskundigen, vergelijkbaar met de 'pluis/niet-pluis'-index in de geneeskunde (Stolper *et al.*, 2010), bieden wellicht soelaas voor snelle filtering van potentieel risicovolle exoten uit grote aantallen soorten.

Maatschappelijke discussies over nut en noodzaak van maatregelen gaan niet alleen over ongewenste effecten van exoten. Hierbij zijn uiteraard ook economische baten, positieve milieueffecten en nuttige toepassingen van belang, zoals het gebruik van invasieve mosselsoorten voor afvalwaterzuivering of blauwalgenbestrijding (De Hoop *et al.*, 2015a). Met het oog hierop is bij risicobeoordeling evenwichtige aandacht nodig voor positieve en negatieve effecten van exoten. Hiervoor zijn methoden nodig voor het omgaan met ongelijksoortige effecten. Tevens is inzicht vereist in beleidsrelevante onzekerheden van effectvoorspellingen en mogelijkheden om die te kwantificeren en reduceren.

3. *Innovatief beheer van invasieve soorten*

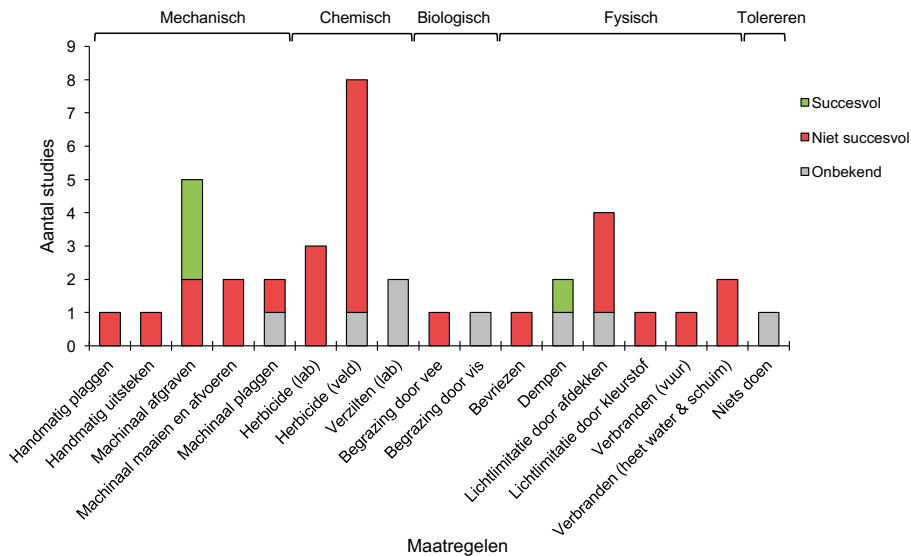
De afgelopen jaren is ervaring opgedaan met bestrijding en populatiebeheer van invasieve soorten. Enkele invasieve exoten zijn succesvol bestreden, zoals de Amerikaanse stierkikker (*Lithobates catesbeianus*), Pallas' eekhoorn (*Callosciurus erythraeus*) en Aziatische huiskraai (*Corvus splendens*), maar de bestrijding van andere soorten verloopt moeizaam en is niet of onvoldoende succesvol. In meerdere gemeenten zorgen Aziatische duizendknopen voor hoofdpijndossiers van wethouders. Waterschappen ondernemen verwoede pogingen om muskusratten, grote waternavel en watercrassula te bestrijden.

Onze meta-analyse van beschikbare publicaties over de bestrijding van watercrassula toont aan dat veel maatregelen niet succesvol zijn op lange termijn (Figuur 7; Van Kleef *et al.*, 2016; Van der Loop *et al.*, 2017). De eerste resultaten van een landelijke praktijkproef voor bestrijdingsmethoden van de Aziatische duizendknopen op 131 locaties geeft een vergelijkbaar beeld (Oldenbruger & Penninckhof, 2017).

Gelet op omvangrijke schade, kostbare maatregelen en complexe aanpak wordt daarom veel aandacht besteed aan innovatief beheer. Volledige uitroeiing is voor veel invasieve soorten niet realistisch vanwege wijde verspreiding, open watersystemen (zoals sloten, kanalen en rivieren) of het ontbreken van uitroeimethoden en wettelijk toegelaten dodingsmiddelen (De Hoop *et al.*, 2015a,b; 2016). Uiteraard zijn bij de inzet daarvan ook dier-ethische motieven, milieuveiligheid en volksgezondheid aan de orde.

Daarom komt veel nadruk te liggen op kosteneffectieve maatregelen voor preventie van nieuwe introducties, populatiebeheer en ecosysteemgerichte maatregelen om verspreiding, vestiging en ongewenste effecten van invasieve soorten in te dammen. Tevens is inzicht vereist in relevante onzekerheden bij het beheer van exoten om risico's bij de uitvoering van maatregelen te minimaliseren.

In diverse studies is al veel inzicht verworven in de routes en vectoren voor verspreiding van exoten in Nederland en Europa (Leuven *et al.*, 2009; Matthews *et al.*, 2014; Zhulidov *et al.*, 2014; Collas *et al.*, 2017a,c; Van der Gaag *et al.*, 2016). Dergelijk onderzoek levert aangrijpingspunten voor preventieve maatregelen zoals integraal ketenbeheer. Het meewegen van effecten van verspreiding van exoten door transport van grondstoffen en materialen in milieugerichte levenscyclusanalyses kan bijdragen aan milieuoptimalisaties van producten en productieprocessen (Hanafiah *et al.*, 2013).



Figuur 7. Succes van individuele maatregelen in 37 studies gericht op bestrijding van watercrassula (*Crassula helmsii*). Uit: Van der Loop *et al.* (2017) met data van Van Kleef *et al.* (2016).

In samenwerking met de Stichting Bargerveen en terreinbeheerders worden schouders gezet onder de ontwikkeling van systeemgerichte maatregelen tegen ongewenste effecten van invasies door soorten zoals watercrassula of zonnebaars (Van Kleef *et al.*, 2008, 2016; Van der Loop *et al.*, 2017a). Promovendus Janneke van der Loop heeft haar plannen en eerste resultaten al uitvoerig toegelicht tijdens het symposium voorafgaand aan mijn rede.

Dominantie van invasieve exoten in watersystemen is vaak gerelateerd aan onnatuurlijke inrichting en milieuverstoring (Van Kleef *et al.*, 2008; Van der Velde *et al.*, 2009b; Stoffels *et al.*, 2011). In het kader van het STW Perspectief project RiverCare onderzoekt Frank Collas, in samenwerking met Rijkswaterstaat, Wageningen Universiteit, Deltares en Sportvisserij Nederland, of onnatuurlijke waterdynamiek in rivieren

als gevolg van intensieve scheepvaart vermindert door de aanleg van langsdammen in plaats van traditionele rivierkribben. Daardoor kan de dominantie van invasieve exoten in oeverzones, zoals de eerdergenoemde zwartbekgrondel, reuzenvlokreeft en quaggamossel, mogelijk verminderen ten gunste van inheemse doelsoorten. Met innovatieve meetmethoden wordt de dynamiek in oevergeulen bepaald en vergeleken met kribvakken en nevengeulen. Dichtheden van inheemse en exotische vissoorten in de oeverzone en nabij de dam worden met diverse vangstmethoden en participatieve monitoring door sportvissers bepaald en vergeleken met data van voor de damaanleg en referentiegebieden. De gemiddelde dichtheid van inheemse vissen achter de langsdam is significant hoger dan in kribvakken en vergelijkbaar met die in nevengeulen (Collas *et al.*, 2016a,b, 2017b). De eerste resultaten stemmen hoopvol en verschaffen inzicht in mogelijkheden om het ontwerp van langsdammen verder te optimaliseren door een uitgekiend ontwerp van damhoogte, locatie en drempels van zij-instroomopeningen en inlaten. Rijkswaterstaat heeft de intentie uitgesproken om vervolgonderzoek te financieren waardoor wij ook lange termijn effecten van langsdammen voor de biodiversiteit en het ecologisch functioneren van de oevergeul in beeld kunnen brengen.

Het ecologisch herstel van rivieren kan verder versterken door bijvoorbeeld het inbrengen van dood hout in kribvakken, nevengeulen en oevergeulen achter langsdammen. Pilots van Rijkswaterstaat in de rivier Lek tonen positieve effecten op de dichtheid en samenstelling van de inheemse visstand in oeverzones zonder dat daardoor invasieve soorten (zoals zwartbekgrondel) worden gefaciliteerd (Dorenbosch *et al.*, 2017). Nils van Kessel van Bureau Waardenburg verwerft in zijn promotieonderzoek inzicht in de kosteneffectiviteit van een breed scala effectgerichte maatregelen om verspreiding en sterke dominantie van invasieve zwartbekgrondels te beperken (Van Kessel *et al.*, 2011, 2016). Hierbij wordt onder andere aandacht besteed aan de aanleg van natuurvriendelijke oevers, innovatieve kunstwerken en verschillende typen nevengeulen.

GRENZELOZE ONDERWIJSINNOVATIE

Steeds meer studenten zijn op zoek naar onderwijs over uitdagende en maatschappelijk relevante thema's, zoals mondiale milieuvraagstukken. De komende jaren neemt de internationale arbeidsmarkt voor academische professionals en onderzoekers met gedegen expertise voor risicobeoordeling en beheer van invasieve exoten naar verwachting flink toe. Deze groei in werkgelegenheid hangt onder meer samen met internationale verplichtingen om maatregelen te treffen tegen toenemende schade van biologische invasies en daarvoor benodigde kennis- en beleidsontwikkeling.

In Nederland bestaan nog geen academische opleidingen specifiek gericht op invasiebiologie. Uitbreiding van het onderwijsaanbod over risico's en beheer van exoten in relatie tot globalisering en klimaatverandering zal zeker een aanzuigende werking hebben op de instroom van (internationale) studenten en bijdragen aan kennisoverdracht van de universiteit naar de samenleving. Daarom is mijn onderwijsmissie 1) het

ontwikkelen van een cursus *Risicobeoordeling en beheer van biologische invasies* voor de bacheloropleiding Biologie, 2) integratie van moderne invasiebiologie in cursussen van de bachelor- en masteropleidingen van Biowetenschappen, en 3) opzetten van een optionele leerlijn met cursussen, projecten en onderzoeksstages voor risicoanalyse en beheer van invasieve soorten. Daarbij wil ik gebruikmaken van moderne onderwijsconcepten, zoals teamgericht leren met activerende studieopdrachten (Michaelson & Sweet, 2008; Staker & Horn, 2012). In samenwerking met mijn (inter)nationale partners draag ik zorg voor 'onderzoeksstages op maat' voor studenten van verschillende specialisaties van onze biologieopleidingen.

Recente onderwijsinnovaties leren dat ontwikkeling van modern computer-ondersteund onderwijs hand in hand gaan met wetenschappelijk onderzoek. Zo is onze kennis over ecologie en beheer van de Noord-Amerikaanse zonnebaars geïntegreerd in het computerspel *Ecosim Sunfish disaster* (Ecosim, 2017; Leuven *et al.*, 2017c). Met behulp van *serious gaming* analyseren studenten nu verspreidingsprocessen en populatiedynamiek van de zonnebaars, gevolgen voor de bedreigde knoflookpad en kosteneffectiviteit van innovatieve monitoringstechnieken (zoals e-DNA) en beheermaatregelen (zoals afvissen, biologische en chemische bestrijding). Dergelijke expertise is nooit in het veld te ontwikkelen vanwege hoge kosten, ethische bezwaren tegen gebruik van proefdieren, wettelijke bescherming van bedreigde soorten en methodische beperkingen (zoals tijd en herhaling).

Een succesvolle aanpak van biologische invasies vereist ook dat alle actoren in de milieuprobleemketen over voldoende kennis beschikken. Hier is nog veel winst te boeken, zoals blijkt uit een evaluatie van de kennis over invasieve waterplanten in de tuinen en aquariumbranche (Verbrugge *et al.*, 2014). Middelbare scholen en beroepsopleidingen besteden in hun leermateriaal relatief weinig aandacht aan invasieve soorten (Verbrugge & Rutenfrans, 2015). Daarnaast bestaat toenemende maatschappelijke behoefte aan betrouwbare informatie over exoten. NEC-E partners zetten daarom ook stevig in op educatie en communicatie over risico's en beheer van exoten. In opdracht van de NVWA is bijvoorbeeld een belangrijke bijdrage geleverd aan ontwikkeling van een digitale leeromgeving invasieve exoten (LINVEXO) met interactieve animaties, korte teksten, foto's, video's en uitdagende kennistesten (iTZiT, 2017) en het lesmateriaal 'Exoten in de klas' voor het middelbaar beroepsonderwijs in de groene sector (Rutenfrans *et al.*, 2017).

Vrijwillige waarnemers van soorten spelen een cruciale rol bij zowel het verzamelen van verspreidingsgegevens (burgerwetenschap) als de aanpak (participatief beheer) van exoten. Coördinatie, begeleiding en opleiding van de vrijwillige tellers en herstellers zijn van groot belang voor de betrouwbaarheid van data en het succes van uitgevoerde beheermaatregelen. Daarom ontwikkelen NEC-E partners handleidingen voor veldwaarnemingen, determinatiesleutels en nieuwbrieven over exoten. Tevens worden veldwerkplaatsen en workshops georganiseerd en zijn wij actief betrokken bij de organi-

satie van grote (inter)nationale wetenschappelijke conferenties, zoals de 20^{ste} *International Conference on Aquatic Invasive Species* over *Global Action Against Aquatic Invasive Species* in Florida (Leuven *et al.*, 2017b) en het symposium *Invasieve Exoten* vanmiddag op de Natuurplaza ter gelegenheid van mijn inauguratie.

ADVISEREN VOORBIJ CAMPUSGRENZEN

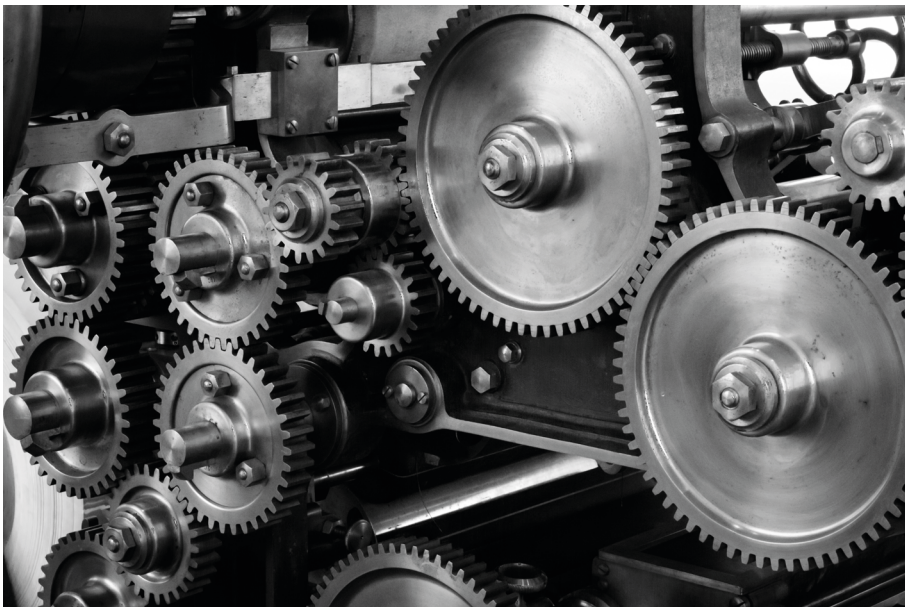
Graag maak ik van deze gelegenheid gebruik om op basis van mijn ervaring enkele ongevraagde adviezen te geven voorbij de grenzen van onze campus. Voor het beteugelen van de stijgende maatschappelijke kosten, risico's voor volksgezondheid en de ongewenste milieueffecten van gevaarlijke exoten is een nationaal 'deltaplan' hoognodig. Kernpunt is het opstellen van een nationale lijst voor de aanpak van de meest risicovolle soorten voor natuur, milieu, economie en volksgezondheid in Nederland. Met de Europese exotenverordening in de hand kunnen veel schadelijke exoten (nog) niet worden geweerd of beheerd (Pergl *et al.*, 2016; De Hoop en Leuven, 2017; De Hoop *et al.*, 2017). Deze exoten zijn bijvoorbeeld elders in Europa inheems, zoals de reuzenvlokreeft, quaggamossel of zwartbekgrondel, of veroorzaken alleen nog in enkele EU-landen ecologische schade, zoals de Chinese moerasslak (Collas *et al.*, 2017a; Matthews *et al.*, 2017b). Andere risicovolle soorten, zoals de Aziatische duizendknopen, zijn (nog) niet voorgedragen voor een Europese aanpak. Voor de aanpak van dergelijke exoten is een nationale lijst nodig in aanvulling op of afwachting van uitbreiding van de huidige 'Unielijst' met 49 invasieve soorten van EU-belang (De Hoop & Leuven, 2017; De Hoop *et al.*, 2017). Invoering van een landelijk verplichte 'exotenvrij'-verklaring bij grondverzet en inzet van beheermachines beperkt verspreiding van moeilijk uitroeibare soorten, zoals Aziatische duizendknopen, exotische springzaden of watercrassula (Leuven *et al.*, 2017a; Oldenburger & Penninckhof, 2017; Van der Loop *et al.*, 2017).

Rijk en provincies steggelen momenteel in het kader van de nieuwe Natuurbeschermingswet en decentralisatie van natuurbeheer over wie verantwoordelijk is voor coördinatie en financiering van maatregelen bij de aanpak van exoten. Om te voorkomen dat beheerders dweilen met de exotenkraan open is echter doeltreffende coördinatie en afstemming van maatregelen nodig op alle overheidsniveaus, van internationaal tot lokaal.

Alle gemeenten en waterbeheerders zouden, samen met (particuliere) terreinbeheerders, belanghebbenden en kennisdragers, gebiedsgerichte plannen van aanpak moeten opstellen met heldere prioriteiten voor de meest risicovolle soorten. Succes en betaalbaarheid vergen goed doordachte strategieën voor moeilijk uitroeibare exoten. Voorkomen is beter dan bestrijden. Daarom is veel aandacht nodig voor preventie van nieuwe vestiging door effectieve aanpak van regionale en lokale introductieroutes en vectoren. Wij kunnen meer leren van beheren en daardoor kosten besparen. Dit vereist stimulering van praktijkgericht onderzoek en borging van monitoring en evaluatie van maatregelen.

Snel ingrijpen loont, daarom pleit ik voor het instellen van lokale meldpunten voor waarnemingen van vestiging van invasieve exoten en snelle maatregelen tegen verdere uitbreiding en verspreiding. Ook is het belangrijk om, samen met belanghebbenden en professionele organisaties, lokale netwerken op te zetten voor signalering en beheer van invasieve exoten door vrijwilligers.

De aanpak van de meest invasieve exoten vraagt de komende jaren flinke financiële offers. Breed maatschappelijk draagvlak voor maatregelen en betrokkenheid van burgers bij beheer van risicovolle soorten vereisen veel aandacht voor voorlichting en educatie van relevante doelgroepen. Burgerwetenschap en participatief milieubeheer kunnen kosten voor monitoring en beheer van exoten verminderen. Dit vraagt wel om voldoende financiële middelen voor professionele begeleiding van vrijwillige tellers en herstellers. Daarnaast is ook uitbreiding van (overheids)financiering nodig voor binnen- en buitenschoolse educatie en wetenschappelijk onderzoek naar risico's en beheer van exoten. Kennis over invasieprocessen, betrouwbare methodieken voor risicoanalyse en kosteneffectieve bestrijdingsmethoden is niet alleen wetenschappelijk relevant, maar ook dringend nodig voor de ontwikkeling van innovatieve maatregelen om ongewenste effecten en toenemende kosten van invasieve exoten in te dammen.



Figuur 8. De tandwielmachine als metafoor voor grensverleggende samenwerking (Foto Pixabay: CCo Creative Commons).

SAMEN VOORBIJ GRENZEN GAAN

De afgelopen jaren zijn stevige fundamenten gelegd onder mijn leerstoel. Samen met collega's en studenten is al veel vernieuwende en relevante kennis verworven. Van deze kennis wordt wereldwijd gebruik gemaakt. De meiboom pronkt vandaag op de nok en het pannenbier staat beneden klaar!

Grensverleggend onderzoek is teamwerk en goed academisch onderwijs vereist betrokken professionals, zowel voor als achter de smartboards. De tandwielmachine is een mooie metafoor voor samen voorbij grenzen gaan (Figuur 8). Talrijke kleine en grote tandwielen, moeren en smeerolie dragen bij aan het succes van de Nijmeegse invasiebiologie.

DANKWOORD

Talrijke familieleden, leermeesters, collega's, studenten, vrienden, burens en instanties hebben bijgedragen aan mijn academische vorming, onderwijs en onderzoek of financiering daarvan. Jullie zijn van onschatbare waarde voor mij! De resterende spreektijd is helaas tekort om iedereen persoonlijk te bedanken. Ik maak enkele uitzonderingen maar beschouw de grens van mijn namenlijst niet als een *Limes convergens*.

Allereerst bedank ik het college van bestuur, faculteitsbestuur, bestuur van het Instituut voor Water en Wetland Research en de benoemingsadviescommissie voor het in mij gestelde vertrouwen.

Professor Kees den Hartog en professor Jan Roelofs boden mij een uitdagende promotieplaats op het Laboratorium voor Aquatische Oecologie, een productieve kweekvijver voor hoogleraren. De dagelijkse begeleiding van mijn promotieonderzoek naar gevolgen van verzuring voor biodiversiteit was in handen van dr. Gerard van der Velde. Dit was de start van een lange en succesvolle samenwerking. Ik heb veel van hem geleerd, bewonder zijn encyclopedische kennis, geniet van zijn humor en waardeer zijn bijdragen aan talrijke projecten en publicaties. Gerard, ik hoop dat wij nog vaak onder het genot van *slow coffee* en notentaart in de Hortus Arcadië plannen smeden voor grensverleggend onderzoek aan 'kooivechters' en 'killergarnalen'.

Dr. Dick Schoof zorgde dat ik een aanstelling als universitair docent Milieukunde kreeg bij de Radboud Universiteit. Hij is de grondvester van de Nijmeegse natuurwetenschappelijke milieukunde. Zonder de alertheid en secretariële ondersteuning van Gina Delmee had ik hier vandaag niet gestaan! Met veel plezier kijk ik terug op een kwart eeuw samenwerken met twee collega's van mijn eerste dag tot het laatste uur op de afdeling Milieukunde: dr. Rob Lenders en professor Ad Ragas. Onder bezielende leiding van de professoren Piet Nienhuis, Jan Hendriks en Mark Huijbregts hebben wij samen met talrijke collega's van vroege en latere uren de Nijmeegse Milieukunde tot wasdom gebracht en kan ik met een gerust hart de afdelingsgrenzen binnen ons instituut passeren en mijn leerstoel op een nieuwe afdeling aanvaarden. Ik zie uit naar samenwer-

king met mijn nieuwe, maar bekende, collega's van de afdeling Dierecologie en -fysiologie.

Mijn postdocs, promovendi en gastmedewerkers ben ik zeer erkentelijk voor prettige samenwerking en belangrijke bijdragen aan onderzoeksprojecten. Van jullie leer ik het meest! De jongste generatie noem ik bij naam want zij zetten nu hun academische schouders en spierballen onder de Nijmeegse invasiebiologie: Anouk d'Hondt, dr. Lisette de Hoop, Janneke van der Loop, Frank Collas, Rien van der Gaag, Nils van Kessel, Remon Koopman, Pim Lemmers, Jon Matthews en Baudewijn Pieters.

Ook achter de schermen van onderwijs en onderzoek zetten zich altijd veel mensen in voor het goed functioneren van mijn onderzoek en onderwijs, zoals de medewerkers van het Bureau van de Pedel, faculteitsbureau, Gemeenschappelijk Instrumentarium en Onderwijscentrum, team Wetenschapscommunicatie, en de afdelingen Computer- & Communicatiezaken, Finance & Control, Personeel & Organisatie. Riekje de Jong en Bea Edlinger hielden altijd een onderwijskundige vinger aan mijn pols en Marlie Becks, Connie Mooren en Anke Lameris zorgden dat de onderwijsorganisatie op rolletjes liep.

Samen met dr. Ella de Hullu en dr. Hein van Kleef nam ik het initiatief voor het opzetten van het Nederlands Expertise Centrum Exoten (NEC-E). Dr. Laura Verbrugge zorgt nu voor de organisatorische fundering. Ik bedank alle partners van het NEC-E voor hun steun, vertrouwen in het co-voorzitterschap van Ella en mij, de succesvolle samenwerking en natuurlijk ook voor de organisatie van het inspirerende middagsymposium Invasieve exoten ter gelegenheid van mijn oratie.

Mijn partners van het Nederlands Centrum voor Rivierkunde ben ik zeer erkentelijk voor de gezamenlijke verwerving en uitvoering van grote interdisciplinaire onderzoeksprogramma's. De eerste gezamenlijke stappen in de invasiebiologie zijn gemaakt!

Ik ervaar het als een grote eer dat ik het ministerie van Economische Zaken mag vertegenwoordigen in het Wetenschappelijk Forum voor Invasieve Exoten van de Europese Commissie in Brussel. Projectfinanciering vanuit het ministerie van Economische Zaken en de Nederlandse Voedsel- en Warenautoriteit heeft veel innovatief onderzoek naar risico's en beheer van exoten mogelijk gemaakt. Talrijke wetenschappelijke publicaties hierover laten zien dat kennisontwikkeling voor beleid en beheer uitstekend samengaat met fundamenteel onderzoek. Ik zie uit naar het opstarten van een gezamenlijk promotietraject in het kader van mijn leerstoel!

Lieve mam en schoonouders, wat hadden jullie hier vandaag trots op de voorste rij gezeten. Als tussen hemel en aarde meer bestaat dan alleen het zintuigelijk waarneembare genieten jullie vanuit een ongekende dimensie van mijn inauguratie. Deze gedachte geeft troost. Lieve pap, bedankt voor de vrije opvoeding en een grenzeloos vertrouwen in mij. Thuis werd hard gewerkt, maar er was altijd tijd voor prachtige reizen. Voorbij verre grenzen raakte ik gepassioneerd voor exoten. Van jongs af aan mocht ik meewer-

ken in de groothandel. Facturen opmaken zonder rekenmachine was favoriet en mijn rekensommen werden nooit meer door jou gecontroleerd. Zo ontwikkelde ik zelfstandigheid en leerde verantwoordelijkheid nemen. Deze kwaliteiten komen mij als wetenschapper goed van pas. Ik bedank ook mijn broers, zus, schoonzussen en -broers voor alle steun tijdens mijn 'lange' opleidingstraject. Sorry, ik ben nog steeds niet uitgestudeerd, maar op jullie kan ik altijd rekenen!

Lieve Jasper & Lex, Stefan en Rianne. Ik ben super trots op wie jullie zijn en wat jullie doen! Jullie zorgen voor een gezonde relativering van mijn academisch bestaan en een optimale balans tussen werk en ontspanning. Op geheel eigen wijze coachen jullie mij om gezond te leven! Ik leer ook ontzettend veel van jullie en hoop nog lang, vaak en samen te reizen.

Tenslotte wil ik de samenwerking met één persoon van één adviesbureau niet onvermeld laten. Met de directeur-eigenaar van Adviesbureau Beleef & Weet heb ik immers een speciale relatie. Zij geeft mij al bijna vierendertig jaar gevraagd en ongevraagd advies, steunt mij vervolgens onvoorwaardelijk en voelt zich altijd nauw betrokken bij mijn werk. Volgens Loesje uit Arnhem is een grens eigenlijk ook een wens om verder te gaan. Lieve Annerie, samen met jou (be)leven & (w)eten is grenzeloos. Zonder jou had ik hier vandaag niet gesproken!

Ik heb gezegd.

REFERENTIES

- Arbačiauskas K., V. Semchenko, M. Grabowski, R.S.E.W. Leuven, M. Paunović, M.O. Son, B. Csányi, S. Gumuliauskaitė, A. Konopacka, S. Nehring, G. van der Velde, V. Vezhnovetz & V.E. Panov, 2008. Assessment of biocontamination of benthic macroinvertebrate communities in European inland waterways. *Aquatic Invasions* 3(2): 211-230.
- Bij de Vaate A., K. Jazdzewski, H.A.M. Ketelaars, S. Gollasch & G. van der Velde, 2002. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1159-1174.
- Brabers J., 2017. Een zoet juk. Rectores magnifici van de Radboud Universiteit over hun rectoraat 1923-2014. Valkhof Pers, Nijmegen. 151 pp.
- Blackburn T.M., P. Pyšek, S. Bacher, J.T. Carlton, R.P. Duncan, V. Jarosik, J. R.U. Wilson & D.M. Richardson, 2011. A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 26(7): 333-339.
- Butchart S.H., M. Walpole, B. Collen, A. van Strien, J.P. Scharlemann, R.E. Almond, J.E. Baillie, B. Bomhard, C. Brown, J. Bruno, K.E. Carpenter, G.M. Carr, J. Chanson, A.M. Chenery, J. Csirke, N.C. Davidson, F. Dentener, M. Foster, A. Galli, J.N. Galloway, P. Genovesi, R.D. Gregory, M. Hockings, V. Kapos, J. Lamarque, F. Leverington, J. Loh, M.A. McGeoch, L. McRae, A. Minasyan, M.H. Morcillo, T.E. Oldfield, D. Pauly, S. Quader, C. Revenga, J.R. Sauer, B. Skolnik, D. Spear, D. Stanwell-Smith, S.N. Stuart, A. Symes, M. Tierney, T.D. Tyrrell, J. Vié & R. Watson, 2010. Global biodiversity: Indicators of recent declines. *Science* 328: 1164-1168.
- Butler C.J., 2005. Feral parrots in the continental United States and United Kingdom: Past, present, and future. *Journal of Avian Medicine and Surgery* 19(2): 142-149.
- Caffrey J.M., J.R. Baars, J.H. Barbour, P. Boets, P. Boon, K. Davenport, J.T.A. Dick, J. Early, L. Edsman, C. Gallagher, J. Gross, P. Heinimaa, C. Horrill, S. Hudin, P.E. Hulme, S. Hynes, H.J. MacIsaac, P. McLoone, M. Millane, T.L. Moen, N. Moore, J. Newman, R. O'Conchuir, M. O'Farrell, C. O'Flynn, B. Oidtmann, T. Renals, A. Ricciardi, H. Roy, R. Shaw, O. Weyl, F. Williams, & F.E. Lucy, 2014. Tackling invasive alien species in Europe: the top 20 issues. *Management of Biological Invasions* 5(1): 1-20.
- Caffrey J.M., C. Gallagher, J.T.A. Dick & F. Lucy, 2015. Aquatic invasive alien species – top issues for their management. Outcomes from the IFI/EIFAAC conference “Freshwater Invasives – Networking for Strategy” (FINS), Galway, Ireland, 9–11 April 2013. European Inland Fisheries and Aquaculture Advisory Commission (EIFAAC) Occasional Paper 50. FAO, Rome. 63 pp.
- Carlton J.T. & J.B. Geller, 1993. Ecological roulette: The global transport of nonindigenous marine organisms. *Science* 261: 78-82.
- Collas F.P.L., K.R. Koopman, A.J. Hendriks, L.N.H. Verbrugge, G. van der Velde & R.S.E.W. Leuven, 2014. Effects of desiccation on native and non-native molluscs in rivers. *Freshwater Biology* 59(1): 41-55.
- Collas F.P.L., N. van Kessel, L. van den Heuvel, A.D. Buijse & R.S.E.W. Leuven, 2016a. Langsdammen Waal: Resultaten vismonitoring 2016. Verslagen Milieukunde 548, Radboud Universiteit, Deltares & Bureau Waardenburg, Nijmegen. 24 pp.
- Collas F.P.L., N. van Kessel, N.W. Thunnissen, M. Schoor, A.D. Buijse & R.S.E.W. Leuven, 2016b. Langsdammen Waal: Additionele vismonitoring 2016. Verslagen Milieukunde 550, Radboud Universiteit, Nijmegen. 15 pp.

- Collas F.P.L., S. Breedveld, G. van der Velde, R.S.E.W. Leuven, 2017a. Invasion biology and risk assessment of the recently introduced Chinese mystery snail, *Bellamya (Cipangopaludina) chinensis* (Gray, 1834), in the Rhine and Meuse River basins in Western Europe. *Aquatic Invasions* 12(3): 275-286.
- Collas F.P.L., A.D. Buijse, L. van den Heuvel, N. van Kessel, M.M. Schoor, H. Eerden & R.S.E.W. Leuven, 2017b. Longitudinal training dams mitigate effects of shipping on environmental conditions and fish densities in the littoral zones of the river Rhine. *Science of the Total Environment* (in press; online available).
- Collas F.P.L., A.Y. Karatayev, L.E. Burlakova, R.S.E.W. Leuven, 2017c. Detachment rates of dreissenid mussels after boat hull mediated overland dispersal. *Hydrobiologia* (in press; online available).
- Compendium voor de Leefomgeving, 2017. Exoten in de Nederlandse flora. Exoten in de Nederlandse fauna. Planbureau voor de Leefomgeving, Den Haag. <http://www.clo.nl/indicatoren/>. Website geraadpleegd 1 september 2017.
- Crutzen P.J., 2002. Geology of mankind. *Nature* 415: 23.
- Darwin C., 1858. On the variation of organic beings in a state of nature; on the natural means of selection; on the comparison of domestic races and true species. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society: Zoology* 3(9): 47-53.
- Darwin C., 1859. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. Murray, London. 502 pp.
- Davis M.A., 2009. *Invasion biology*. Oxford University Press, Oxford.
- Davis M.A., M.K. Chew, R.J. Hobbs, A.E. Lugo, J.J. Ewel, G.J. Vermeij, J.H. Brown, M.L. Rosenzweig, M.R. Gardener, S.P. Carroll, K. Thompson, S.T.A. Pickett, J.C. Stromberg, P. Del Tredici, K.N. Suding, J.G. Ehrenfeld, J. P. Grime, J. Mascaro & J.C. Briggs, 2011. Don't judge species on their origins. *Nature* 474(7350): 153-154.
- De Gelder S., G. van der Velde, D. Platvoet, N. Leung, M. Dorenbosch, H.W.M. Hendriks & R.S.E.W. Leuven, 2016. Competition for shelter sites: Testing a possible mechanism for gammarid species displacements. *Basic and Applied Ecology* 17(5): 455-462.
- De Hoop L., M.C.M. Bruijs, F.P.L. Collas, L.M. Dionisio Pires, M. Dorenbosch, A. Gittenberger, J. Matthews, H.H. van Kleef, G. van der Velde, J.A. Vonk & R.S.E.W. Leuven, 2015a. Risicobeoordeling en uitzetcriteria voor de uitheemse quaggamossel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Nederland. *Verslagen Milieukunde* 507. Radboud Universiteit, Nijmegen. 84 pp.
- De Hoop L., H. Hollander, E. de Hullu, N. van Kessel, H.H. van Kleef, T.E.P.A. Lam, B. Odé, M. Schiphouwer, F. Spikmans & R.S.E.W. Leuven, 2015b. Een effectieve aanpak van invasieve exoten in Nederland: Inventarisatie van verbetervoorstellen voor juridische instrumenten op nationaal niveau. *Verslagen Milieukunde* 499. Radboud Universiteit, Nijmegen. 64 pp.
- De Hoop L., J.M.M. van der Loop, H.H. van Kleef, E. de Hullu & R.S.E.W. Leuven, 2016. Maatregelen voor het elimineren en beheersen van invasieve exoten van EU-belang in Nederland. *Verslagen Milieukunde* 520. Radboud Universiteit en Stichting Bargerveen, Nijmegen. 154 pp.
- De Hoop L. & R.S.E.W. Leuven, 2017. Europese aanpak van invasieve exoten voor instandhouding inheemse biodiversiteit en ecosysteemdiensten. *Tijdschrift Natuurbeschermingsrecht* 1: 5-10.
- De Hoop L., J. van der Loop, J. Matthews, G. van der Velde & R.S.E.W. Leuven, 2017. Europese regelgeving

- voor beheer van invasieve exoten. *De Levende Natuur* 118(4): 112-115.
- DeMenocal P.B. & C. Stringer, 2016. Human migration: Climate and the peopling of the world. *Nature* 538: 49-50.
 - Dorenbosch M., N. van Kessel, W. Liefveld, M. Schoor, G. van der Velde & R.S.E.W. Leuven, 2017. Application of large wood in regulated riverine habitats facilitates native fishes but not invasive alien round goby (*Neogobius melanostomus*). *Aquatic Invasions* 12(3): 405-413.
 - Ecosim, 2017. Sunfish disaster. <http://www.ecosim.nl/game-list>. Website geraadpleegd op 18 augustus 2017.
 - Elton C.S., 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Chapman & Hall, London. 196 pp.
 - Essink K., A.P. Oost, H.J. Streurman & J. van der Plicht, 2017. Are medieval *Mya arenaria* (Mollusca; Bivalvia) in the Netherlands also clams before Columbus? *Netherlands Journal of Geosciences* 96(1): 9-16.
 - Europese Commissie, 2014. Verordening (EU) Nr. 1143/2014 van het Europees Parlement en de Raad van 22 oktober 2014 betreffende de preventie en beheersing van de introductie en verspreiding van invasieve uitheemse soorten. Publicatieblad van de Europese Unie L317: 35-55.
 - Europese Commissie, 2016. Uitvoeringsverordening (EU) 2016/1141 van de Commissie van 13 juli 2016 tot vaststelling van een lijst van voor de Unie zorgwekkende invasieve uitheemse soorten krachtens Verordening (EU) nr. 1143/2014 van het Europees Parlement en de Raad. Publicatieblad van de Europese Commissie L189: 4-8.
 - Europese Commissie, 2017. Uitvoeringsverordening (EU) 2017/1263 van de Commissie van 12 juli 2017 tot actualisering van de bij Uitvoeringsverordening (EU) 2016/1141 krachtens Verordening (EU) nr. 1143/2014 van het Europees Parlement en de Raad vastgestelde lijst van voor de Unie zorgwekkende invasieve uitheemse soorten. L182: 37-39.
 - Fedorenkova A., J.A. Vonk, A.M. Breure, A.J. Hendriks & R.S.E.W. Leuven, 2013. Tolerance of native and non-native fish species to chemical stress: a case study for the river Rhine. *Aquatic Invasions* 8(2): 231-241.
 - Ficetola G.F., F. Mazel & W. Thuiller, 2017. Global determinants of zoogeographical boundaries. *Nature Ecology & Evolution* 1: 89, doi:10.1038/s41559-017-0089.
 - Gabel F., M.T. Pusch, P. Breyer, V. Burmester, N. Walz & X. Garcia, 2011. Differential effect of wave stress on the physiology and behaviour of native versus non-native benthic invertebrates. *Biological Invasions* 13: 1843-1853.
 - Galil B.S., 2008. Alien species in the Mediterranean Sea: which, when, where, why? *Hydrobiologia* 606: 105-116.
 - García-Berthou, E., 2010. Invasion ecology fifty years after Elton's book. *Biological Invasions* 12: 1941-1942.
 - Genovesi P., R. Scalera, S. Brunel, D. Roy & W. Solarz, 2010. Towards an early warning and information system for invasive alien species (IAS) threatening biodiversity in Europe. EEA technical report 5/2010. European Environment Agency, Copenhagen. 52 pp.
 - Genovesi P., L. Carnevali & R. Scalera, 2017. The impact of invasive alien species on native threatened species in Europe. Institute for Environmental Protection and Research (ISPRA), Rome. 17 pp.
 - Grutters B.M.C., M.J.J.M. Verhofstad, G. van der Velde, S. Rajagopal & R.S.E.W. Leuven, 2012. A comparative study of byssogenesis on zebra and quagga mussels: the effects of water temperature, salinity and light-dark cycles. *Biofouling: The Journal of Bioadhesion and Biofilm Research* 28(2): 121-129.
 - Hanafiah M.M., R.S.E.W. Leuven, N. Sommerwerk, K. Tockner & M.A.J. Huijbregts, 2013. Including the

introduction of exotic species in life cycle impact assessment: the case of inland shipping. *Environmental Science & Technology* 27(24): 13934-13940.

- Harari Y.N., 2016. *Sapiens. Een kleine geschiedenis van de mensheid*. De Bezige Bij, Amsterdam. 461 pp.
- Holt, B.G., J-P. Lessard, M.K. Borregaard, S.A. Fritz, M.B. Araújo, D. Dimitrov, P-H. Fabre, C.H. Graham, G.R. Graves, K.A. Jønsson, D. Nogués-Bravo, Z. Wang, R.J. Whittaker, J. Fjeldså & C Rahbek, 2013. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world. *Science* 339: 74-78.
- ITZiT, 2017. Digitale leeromgeving invasieve exoten. ITZiT, NIOO-KNAW, PWN, iTZiT, Radboud Universiteit, Nederlands Expertise Centrum Exoten & Adviesbureau Beleef & Weet, Gouda. <https://itzit.nl/digitale-leeromgeving/>. Website geraadpleegd op 16 augustus 2017.
- Le Thi Thu Y., A.J. Hendriks & R.S.E.W. Leuven, 2011. Metal bioaccumulation in the invasive mussels *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis* in the rivers Rhine and Meuse. *Environmental Chemistry & Toxicology* 30(12): 2825-2830.
- Lester P.J. & M.A.M. Gruber, 2016. Booms, busts and population collapses in invasive ants. *Biological Invasions* 18: 3091-3101.
- Leuven R.S.E.W. & I. Poudevigne, 2002. Riverine landscape dynamics and ecological risk assessment. *Freshwater Biology* 47(4): 845-865.
- Leuven, R.S.E.W., G. van der Velde, I. Baijens, J. Snijders, C. van der Zwart, H.J.R. Lenders, A. bij de Vaate, 2009. The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. *Biological Invasions* 11(9): 1989-2008.
- Leuven R.S.E.W., A.J. Hendriks, M.A.J. Huijbregts, H.J.R. Lenders, J. Matthews & G. van der Velde, 2011. Differences in sensitivity of native and exotic fish species to changes in river temperature. *Current Zoology* 57(6): 852-862.
- Leuven R.S.E.W., F.P.L. Collas, K.R. Koopman, J. Matthews & G. van der Velde, 2014. Mass mortality of invasive zebra and quagga mussels by desiccation during severe winter conditions. *Aquatic Invasions* 9(3): 243-252.
- Leuven R.S.E.W., R. Beringen, E. Boer, L. Duistermaat, L. van Kemenade, J. Matthews, B. Odé, B. Simons, J.L.C.H. van Valkenburg & G. van der Velde, 2017a. Van risicobeoordeling naar kosteneffectief beheer van uitheemse springzaden. *De Levende Natuur* 118(4): 139-142.
- Leuven R.S.E.W., A. Boggero, E.S. Bakker, A.K. Elgin & H. Verreycken, 2017b. Invasive species in inland waters: from early detection to innovative management approaches. *Aquatic Invasions* 12(3): 269-273.
- Leuven R.S.E.W., D. Hilbers, F.P.L. Collas, K.R. Koopman, H.H. van Kleef, T. Toebes & H.M.J. Frencken & W.L.M. Tamis, 2017c. Serious gaming with Ecosim for academic education on cost-effective management of invasive alien species. *Management of Biological Invasions* (in prep.).
- Liu W., M. Martínón-Torres, Y. Cai, S. Xing, H. Tong, S. Pei, M.J. Sier, X. Wu, R.L. Edwards, H. Cheng, Y. Li, X. Yang, J.M. Bermúdez de Castro & X. Wu, 2015. The earliest unequivocally modern humans in southern China. *Nature* 526: 696-699.
- Livarda A. & H.A. Orengo, 2015. Reconstructing the Roman London flavourscape: new insights into the exotic food plant trade using network and spatial analyses. *Journal of Archaeological Science* 55: 244-252.
- Lorenzo P., 2017. The impact of invasive alien species on ecosystem services in the European Union: Analysis of risk assessments for species of the Union list. *Reports Environmental Science*. Radboud University,

- Nijmegen. 30 pp.
- MacNeil C., M. Briffa, R.S.E.W. Leuven, F.R. Gell & R. Selman, 2010. An appraisal of a biocontamination assessment method for freshwater macroinvertebrate assemblages; a practical way to measure a significant practical biological pressure? *Hydrobiologia* 638: 151-159.
 - Mann C.C., 2011. 1493: Uncovering the New World Columbus created. Knopf. New York. 560 pp.
 - Martel A., M. Blooi, C. Adriaensen, P. van Rooij, W. Beukema, M.C. Fisher, R.A. Farrer, B.R. Schmidt, U. Tobler, K. Goka, K.R. Lips, C. Mulet, K.R. Zamudio, J. Bosch, S. Lötters, E. Wombwell, T.W.J. Garner, A.A. Cunningham, A. Spitzen-van der Sluijs, S. Salvidio, R. Ducatelle, K. Nishikawa, T.T. Nguyen, J.E. Kolby, I. van Bocklaer, F. Bossuyt & F. Pasmans, 2014. Recent introduction of a chytrid fungus endangers Western Palearctic salamanders. *Science* 346: 630-631.
 - Matthews J., G. van der Velde, A. bij de Vaate, F.P.L. Collas, K.R. Koopman & R.S.E.W. Leuven, 2014. Rapid range expansion of the invasive quagga mussel in relation to zebra mussel presence in The Netherlands and Western Europe. *Biological Invasions* 16(1): 23-42.
 - Matthews J., A.M. Schipper, A.J. Hendriks, T.T.Y. Le, A. bij de Vaate, G. van der Velde & R.S.E.W. Leuven, 2015. A dominance shift from the zebra mussel to the invasive quagga mussel may alter the trophic transfer of metals. *Environmental Pollution* 203: 183-190.
 - Matthews, J., 2017. Build it and who will come? Alien species risk assessment in river catchment management PhD thesis, Radboud University, Nijmegen. 201 pp.
 - Matthews, J., R. Beringen, R. Creemers, H. Hollander, N. van Kessel, H. van Kleef, S. van de Koppel, A.J.J. Lemaire, B. Odé, L.N.H. Verbrugge, A.J. Hendriks, A.M. Schipper, G. van der Velde & R.S.E.W. Leuven, 2017a. A new approach to horizon-scanning: identifying potentially invasive alien species and their introduction pathways. *Management of Biological Invasions* 8(1): 37-52.
 - Matthews J., F.P.L. Collas, L. de Hoop, G. van der Velde & R.S.E.W. Leuven, 2017b. Management approaches for the alien Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*). *Reports Environmental Science* 558. Radboud University, Nijmegen. 22 pp.
 - Matthews J., G. van der Velde, F.P.L. Collas, L. de Hoop, K.R. Koopman, A.J. Hendriks & R.S.E.W. Leuven. 2017c. Inconsistencies in the risk classification of alien species and implications for risk assessment in the European Union. *Ecosphere* 8(6):e01832. 10.1002/ecs2.1832.
 - Michaelson L.K. & M. Sweet, 2008. The essential elements of Team-Based Learning. *New Directions for Teaching and Learning* 116: 7-27.
 - Muirhead J.R., M.S. Minton, W.A. Miller & G.M. Ruiz, 2015. Projected effects of the Panama Canal expansion on shipping traffic and biological invasions. *Diversity and Distributions* 21: 75-87.
 - Naturalis Biodiversity Center, 2017. Nederlands Soortenregister. Overzicht van de Nederlandse biodiversiteit. Naturalis, Leiden. <http://www.nederlandsesoorten.nl/> Website geraadpleegd op 31 augustus 2017.
 - Oldenbruger J. & J. Penninckhof, 2017. Bestrijding van Aziatische duizendknopen. *De Levende Natuur* 118(4): 136-138.
 - Paalvast P., 2014. Ecological studies in a man-made estuarine environment, the port of Rotterdam. PhD-thesis. Radboud University, Nijmegen. 206 pp.
 - Panov V.E., B. Alexandrov, K. Arbaciauskas, R. Binimelis, G.H. Copp, M. Grabowski, F. Lucy, R.S.E.W. Leuven, S. Nehring, M. Paunovi, V. Semchenko & M.O. Son, 2009. Assessing the risks of aquatic species

- invasions via European inland waterways: From concepts to environmental indicators. *Integrated Environmental Assessment and Management* 5(1): 110-126.
- Petersen K.S., K.L. Rasmussen, J. Heinemeler & N. Rudd, 1992. Clams before Columbus? *Nature* 359: 679.
 - Pauly D., 1995. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends in Ecology and Evolution* 10(10): 430.
 - Peeler E.J., B.C. Oidtmann, P.J. Midtlyng, L. Miossec & R.E. Gozlan, 2011. Non-native aquatic animals introductions have driven disease emergence in Europe. *Biological Invasions* 13(6): 1291-1303.
 - Pergl J., P. Genovesi & P. Pyšek, 2016. Europe: Better management of alien species. *Nature* 531: 173.
 - Phillips B.L. & R. Shine, 2004. Adapting to an invasive species: toxic cane toads induce morphological change in Australian snakes. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 101: 17150-17155.
 - Phillips B.L., G.P. Brown & R. Shine, 2004. Assessing the potential for an evolutionary response to rapid environmental change: invasive toads and an Australian snake. *Evolutionary Ecology Research* 6: 799-811.
 - Phillips B.L. & R. Shine, 2005. The morphology, and hence impact, of an invasive species (the cane toad, *Bufo marinus*) changes with time since colonization. *Animal Conservation* 8: 407-413.
 - Phillips B.L. & R. Shine, 2006. An invasive species induces rapid adaptive change in a native predator: cane toads and black snakes in Australia. *Proceedings of the Royal Society B* 273: 1545-1550.
 - Phillips B.L., G.P. Brown, J. Webb & R. Shine, 2006. Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature* 439: 803.
 - Pimentel D., R. Zuniga & D. Morrison, 2005. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States. *Ecological Economics* 52: 273-288.
 - Pimentel D., S. McNair, J. Janecka, J. Wightman, C. Simmonds, C. O'Connell, E. Wong, L. Russel, J. Zern, T. Aquino, T. Tsomondo, 2001. Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 84: 1-20.
 - Platvoet D., 2007. *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) an amphipod with a bite. PhD thesis. University of Amsterdam, Amsterdam. 186 pp.
 - Pollen M., 2003. *De botanica van het verlangen. De wereld gezien door de ogen van planten*. Prometheus, Amsterdam. 293 pp.
 - Ricciardi A. & H.J. MacIsaac, 2008. The book that began invasion ecology. *Nature* 452(6): 34.
 - Ricciardi A. & R. Kipp, 2008. Predicting the number of ecologically harmful exotic species in an aquatic system. *Diversity and Distributions* 14: 374-380.
 - Richardson D.M. & P. Pyšek, 2008. Fifty years of invasion ecology – the legacy of Charles Elton. *Diversity and Distributions* 14: 161-168.
 - Rutenfrans A.H.M., L.N.H. Verbrugge & J. Leferink, 2017. Invasieve Exoten in de Klas. Basisles, Verdiepingsles 1 Invasieve exoten en ecologie, Verdiepingsles 2 Invasieve exoten: bestrijding en preventie en Docentenhandleiding. Adviesbureau Beleef & Weet, Radboud Universiteit (Institute for Science, Innovation en Society), Nederlands Expertise Centrum Exoten en Nederlandse Voedsel- en Warenautoriteit, Nijmegen. 5, 3, 2 en 11 pp.
 - Ryan M. 2006. Allocating vote: Biosecurity - Towards an 'economics-based' approach for setting priorities for the importation of goods. Paper presented at the New Zealand Agricultural and Resource Economics Society Conference 25-27 August 2006. Biosecurity New Zealand, Wellington. 24 pp.

- Schilthuizen M., L.P. Santos Pimenta, Y. Lammers, P. J. Steenbergen, M. Flohil, N.G.P. Beveridge, P.T. van Duijn, M.M. Meulblok, N. Sosef, R. van de Ven, R. Werring, K.K. Beentjes, K. Meijer, R.A. Vos, K. Vrieling, B. Gravendeel, Y. Choi, R. Verpoorte, C. Smit & L.W. Beukeboom, 2017. Incorporation of an invasive plant into a native insect herbivore food web. *PeerJ* 4:e1954; DOI 10.7717/peerj.1954.
- Secretariat of the Convention on Biological Diversity, 2014. Global Biodiversity Outlook 4. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. 155 pp.
- Seebens H., T.M. Blackburn, E.E. Dyer, P. Genovesi, P.E. Hulme, J.M. Jeschke, S. Pagad, P. Pysek, M. Winter, M. Arianoutsou, S. Bacher, B. Blasius, G. Brundu, C. Capinha, L. Celesti-Grapow, W. Dawson, S. Dullinger, N. Fuentes, H. Jäger, J. Kartesz, M. Kenis, H. Kreft, I. Kühn, B. Lenzner, A. Liebhold, A. Mosena, D. Moser, M. Nishino, D. Pearman, J. Pergl, W. Rabitsch, J. Rojas-Sandoval, A. Roques, S. Rorke, S. Rossinelli, H.E. Roy, R. Scalera, S. Schindler, K. Stajeroova, B. Tokarska-Guzik, M. van Kleunen, K. Walker, P. Weigelt, T. Yamanaka & F. Essl, 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature Communications* 8: 14435 DOI: 10.1038/ncomms14435.
- Seeney A., 2016. The riparian invasion: salmonid friend or foe? *Freshwater Biological Association News* 70: 5-7.
- Shine R., G.P. Brown & B.L. Phillips, 2011. Spatial sorting, assortative mating, and natural selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 108: E348.
- Simberloff D., 2011. Non-natives: 141 scientists object. *Nature* 475(7354): 36.
- Smith J.G. & B.L. Phillips, 2006. Toxic tucker: assessing the potential impact of cane toads on Australia's reptiles. *Pacific Conservation Biology* 12: 40-49.
- Spitzen-van der Sluijs A., F. Spikmans, W. Bosman, M. de Zeeuw, T. van der Meij, E. Goverse, M. Kik, F. Pasmans & A. Martel, 2013. Rapid enigmatic decline drives the fire salamander (*Salamandra salamandra*) to the edge of extinction in the Netherlands. *Amphibia Reptilia* 34: 233-239.
- Spitzen-van der Sluijs A., A. Martel, J. Asselberghs, E.K. Bales, W. Beukema, M.C. Bletz, L. Dalbeck, E. Goverse, A. Kerres, T. Kinet, K. Kirst, A. Laudelout, L.F. Marin da Fonte, A. Nöllert, D. Ohlhoff, J. Sabino-Pinto, B.R. Schmidt, J. Speybroeck, F. Spikmans, S. Steinfartz, M. Veith, M. Vences, N. Wagner, F. Pasmans & S. Lötters, 2016. Expanding distribution of lethal amphibian fungus *Batrachochytrium salamandrivorans* in Europe. *Emerging Infection Diseases* 22(7): 1286-1288.
- Staker H. & M.B. Horn, 2012. Classifying K-12 blended learning. Innosight Institute, Lexington. 22 pp.
- Stoffels B.E.M.W., J.S. Tummers, G. van der Velde, D. Platvoet, H.W.M. Hendriks & R.S.E.W. Leuven, 2011. Assessment of predatory ability of native and non-native freshwater gammaridean species: a rapid test with water fleas as prey. *Current Zoology* 57(6): 836-843.
- Stolper C.F., M.A. van Bokhoven, P.H.H. Houben, P. van Royen, M.W.J. van de Wiel, T. van der Weijden & G.J. Dinant, 2010. Het 'pluis/niet-pluis'-gevoel van de huisarts. Focusgroepenstudie van concept en determinanten. *Nederlands Tijdschrift voor de Geneeskunde* 154(A1451): 1-10.
- Teitsma T., 2017. Onderwatermuseum Oostvoornse meer stap dichterbij. *Algemeen Dagblad*, <http://www.ad.nl/voorne-putten/onderwatermuseum-oostvoornse-meer-stap-dichterbij~aef96355/>. Website geraadpleegd op 5 augustus 2017.
- Unie van Waterschappen, 2017. Exotische waterplanten kosten waterschappen extra miljoenen. Unie van Waterschappen, Den Haag. <https://www.uvw.nl/exotische-waterplanten-kosten-waterschappen-extra->

- miljoenen/. Website geraadpleegd op 28 augustus 2017.
- Van den Brink F.W.B., 1994. Impact of hydrology on floodplain lake ecosystems along the lower Rhine and Meuse. PhD thesis Radboud University, Nijmegen. 196 pp.
 - Van den Brink F.W.B., G. van der Velde & A. bij de Vaate 1991. Amphipod invasion on the Rhine. *Nature* 352(6336): 576.
 - Van der Gaag M., G. van der Velde, S. Wijnhoven & R.S.E.W. Leuven, 2016. Salinity as a barrier for ship hull-related dispersal and invasiveness of dreissenid and mytilid bivalves. *Marine Biology* 163 (147): 1-13.
 - Van der Gaag M., G. van der Velde & R.S.E.W. Leuven, 2017. Settlement, seasonal size distribution, and growth of the invasive bivalve *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831)(Dreissenidae) in relation to environmental factors. *Journal of Shellfish Research* 36(2): 417-426.
 - Van der Laan E., 2017. VPRO Zomergasten met burgemeester van Amsterdam Eberhard van der Laan. VPRO, Hilversum. <https://www.vpro.nl/programmas/zomergasten/kijk/-afleveringen/-2017/eberhard-van-der-laan.html>. Website geraadpleegd op 28 augustus 2017.
 - Van der Loop J.M.M., H.H. van Kleef, J.L.C.H. van Valkenburg, L. de Hoop, B. Odé & R.S.E.W. Leuven, 2017. Watercrassula: van pogingen tot elimineren naar beheersen. *De Levende Natuur* 118(4): 150-153.
 - Van der Velde G., B.G.P. Paffen, F.W.B. van den Brink, A. bij de Vaate & H.A. Jenner, 1994. Decline of zebra mussel populations in the Rhine. Competition between two mass invaders (*Dreissena polymorpha* and *Corophium curvispinum*). *Naturwissenschaften* 81: 32-34.
 - Van der Velde G., R.S.E.W. Leuven, R. Leewis & A. bij de Vaate, 2009a. Aquatic invaders: from success factors to ecological risk assessment. *Biological Invasions* 11(9): 1987-1988.
 - Van der Velde, G., R.S.E.W. Leuven, D. Platvoet, K. Bacela, M.A.J. Huijbregts, H.W.M. Hendriks & D. Kruijt, 2009b. Environmental and morphological factors influencing predatory behaviour by invasive non-indigenous gammaridean species. *Biological Invasions* 11(9): 2043-2054.
 - Van der Weijden W., R. Leewis & P. Bol, 2007. Biological globalisation. Bio-invasions and their impacts on nature, the economy and public health. KNNV Publishing, Utrecht. 223 pp.
 - Van Kessel N., M. Dorenbosch, M.R.M. de Boer, R.S.E.W. Leuven & G. van der Velde, 2011. Competition for shelter between four non-native gobiid and two native small benthic fish species. *Current Zoology* 57(6): 844-851.
 - Van Kessel N., M. Dorenbosch, J. Kranenbarg, G. van der Velde & R.S.E.W. Leuven, 2016. Invasive Ponto-Caspian gobies rapidly reduce the abundance of protected native bullhead. *Aquatic Invasions* 11(2): 179-188.
 - Van Kleef H., G. van der Velde, R.S.E.W. Leuven & H. Esselink, 2008. Pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) invasions facilitated by introductions and nature management strongly reduce macroinvertebrate abundance in isolated water bodies. *Biological Invasions* 10: 1481-1490.
 - Van Kleef H.H., L. de Hoop, B. Odé, J. van Zuidam & R.S.E.W. Leuven, 2016. Verkenning bestrijdingsmaatregelen watercrassula (*Crassula helmsii*) in Wijchen. Verslagen Milieukunde 516, Radboud Universiteit, Nijmegen. 55 pp.
 - Van Kleunen M., W. Dawson, F. Essl, J. Pergl, M. Winter, E. Weber, H. Kreft, P. Weigelt, J. Kartesz, M. Nishino, L.A. Antonova, J.F. Barcelona, F.J. Cabezas, D. Cárdenas, J. Cárdenas-Toro, N. Castaño, E. Chacón, C. Chatelain, A.L. Ebel, E. Figueiredo, N. Fuentes, Q.J. Groom, L. Henderson, Inderjit, A. Kupriyanov, S.

- Masciadri, J. Meerman, O. Morozova, D. Moser, D.L. Nickrent, A. Patzelt, P.B. Pelser, M.P. Baptiste, M. Poopath, M. Schulze, H. Seebens, W. Shu, J. Thomas, M. Velayos, J.J. Wieringa & P. Pyšek, 2015. Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* 525: 100-103.
- Van Leeuwen C.J. & T.G. Vermeire (Eds.), 2007. Risk assessment of chemicals: an introduction (2nd edition). Springer, Dordrecht.
 - Van Riel M.C., 2007. Interactions between crustacean mass invaders in the Rhine food web. PhD thesis Radboud University, Nijmegen. 176 pp.
 - Van Tussenbroek B.I., M.M. van Katwijk, T.J. Bouma, T. van der Heide, L.L. Govers & R.S.E.W. Leuven, 2016. Non-native seagrass *Halophila stipulacea* forms dense mats under eutrophic conditions in the Caribbean. *Journal of Sea Research* 115: 1-5.
 - Van Oorschoot M., M.G. Kleinhans, G.W. Geerling, G. Egger, R.S.E.W. Leuven & H. Middelkoop, 2017. Modeling invasive alien plant species in river systems: Interaction with native ecosystem engineers and effects on hydro-morphodynamic processes. *Water Resources Research* 53(8): 6945-6969.
 - Verberk W.C.E.P., R.S.E.W. Leuven, G van der Velde & F. Gabel, 2017. Thermal limits in native and alien freshwater peracarid Crustacea: the role of habitat use and oxygen limitation. *Functional Ecology* (submitted).
 - Verbrugge L.N.H., A.M. Schipper, M.A.J. Huijbregts, G. van der Velde & R.S.E.W. Leuven, 2012a. Sensitivity of native and non-native mollusc species to changing river water temperature and salinity. *Biological Invasions* 14: 1187-1199.
 - Verbrugge L.N.H., G. van der Velde, A.J. Hendriks, H. Verreycken & R.S.E.W. Leuven, 2012b. Risk classifications of aquatic non-native species: application of contemporary European assessment protocols in different biogeographical settings. *Aquatic Invasions* 7(1): 49-58.
 - Verbrugge L.N.H., R.S.E.W. Leuven, J.L.C.H. van Valkenburg & R.J.G. van den Born, 2014. Evaluating stakeholder awareness and involvement in risk prevention of aquatic invasive plant species by a national code of conduct. *Aquatic Invasions* 9(3): 369-381.
 - Verbrugge L.N.H. & A.H.M. Rutenfrans, 2015. Exoten in groen onderwijs. Een inventarisatie en analyse van lesmateriaal over (invasieve) exoten gericht op mbo en hbo groenopleidingen. Radboud Universiteit (Institute for Science, Innovation & Society en Nederlands Expertise Centrum Exoten) & Adviesbureau Beleef & Weet, Nijmegen. 62 pp.
 - Verbrugge L.N.H., R.S.E.W. Leuven & H.A.E. Zwart, 2016. Metaphors in invasion science: implications for risk assessment and management of non-native species. *Ethics, Policy & Environment* 19(3): 273-284.
 - Verhofstad M.J.J.M., B.M.C. Grutters, G. van der Velde & R.S.E.W. Leuven, 2013. Effects of water depth on survival, condition and stable isotope values of three invasive dreissenid species in a deep freshwater lake. *Aquatic Invasions* 8(2): 157-169.
 - Vermonden K., R.S.E.W. Leuven, G. van der Velde, 2010. Environmental factors determining invasibility of urban waters for exotic macroinvertebrates. *Diversity and Distributions* 16: 1009-1021.
 - Virtue J., F. Panetta, J. Randall & T. Parnell, 1999. Discussion paper: International Workshop on Weed risk Assessment for Quarantine and Coordinated Control. Animal and Plant Control Commission, Adelaide. 20 pp.
 - Wallace A.R., 1858. On the tendency of varieties to depart indefinitely from the original type. *Journal of the*

- Proceedings of the Linnean Society: Zoology 3(9): 54-62.
- Wallace A.R., 1869. The Malay archipelago. The land of the orang-utan, and the bird of paradise. A narrative of travel, with studies of man and nature. Volume 1 & 2. Macmillan and Co., London. 478 & 524 pp.
 - Wallace A.R., 1876. The geographical distribution of animals. Harper and brothers Publishers, New York. 503 pp.
 - Webb J.K., G.P. Brown, T. Child, M.J. Greenlees, B.L. Phillips & R. Shine, 2008. A native dasyurid predator (common planigale, *Planigale maculata*) rapidly learns to avoid toxic cane toads. *Austral Ecology* 33: 821-829.
 - Wenner A.S. & D.H. Hirth, 1984. Status of the feral budgerigar in Florida. *Journal of Ornithology* 55: 214-219.
 - Westaway K.E., J. Louys, R. Due Awe, M.J. Morwood, G.J. Price, J.-x. Zhao, M. Aubert, R. Joannes-Boyau, T.M. Smith, M.M. Skinner, T. Compton, R.M. Bailey, G.D. van den Bergh, J. de Vos, A.W.G. Pike, C. Stringer, E.W. Saptomo, Y. Rizal, J. Zaim, W.D. Santoso, A. Trihascaryo, L. Kinsley & B. Sulistyanto, 2017. An early modern human presence in Sumatra 73,000–63,000 years ago. *Nature* 548: 322-325.
 - Wilcove D.S., D. Rothstein, J. Dubow, A. Philips & E. Losos, 1998. Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience* 48: 607-615.
 - Willcox G.H., 1977. Exotic plants from roman waterlogged sites in London. *Journal of Archaeological Science* 4: 369-282.
 - Williamson M., 1996. Biological invasions. Chapman & Hall, London. 244 pp.
 - Williamson M. & A. Fitter, 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 7: 1661-1666.
 - Wolff W.J., 2005. Non-indigenous marine and estuarine species in the Netherlands. *Zoologische Mededelingen Leiden* 79(1): 1-116.
 - Yue R.P.H., H.F. Lee & C.Y. H. Wu, 2016. Navigable rivers facilitated the spread and recurrence of plague in pre-industrial Europe. *Scientific Reports* 6:34867, DOI: 10.1038/srep34867.
 - Zhulidov A.V., A.V. Kozhara, G. van der Velde, R.S.E.W. Leuven, D.A. Zhulidov, T.Y. Gurtovaya, T.F. Nalepa & V.J.R. Santiago-Fandino, 2014. Research note: New records from the Ponto-Azov region demonstrate the invasion potential of *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) (Bivalvia: Dreissenidae). *Journal of Molluscan Studies* 81(3): 412-416.